DINÂMICA POPULACIONAL DE TRÊS ESPÉCIES DO GÊNERO

Stylosanthes (LEGUMINOSAE-PAPILIONOIDEAE):

S. guianensis (Aubl.) Sw., *S. scabra* Vog. E *S. viscosa* Sw.

MARIA LIDIA STOPP PATERNANI

Orientador: Prof. Dr. Paulo Sodero Martins

Tese apresentada à Escola Superior
de Agricultura "Luiz de Queiroz",
da Universidade de São Paulo, para
obtenção do título de Doutor em
Agronomia. Área de concentração:
Genética e Melhoramento de Plantas.

P I R A C I C A B A

Estado de São Paulo - Brasil

Junho - 1988

P295d Paterniani, Maria Lidia Stipp
Dinâmica populacional de três espécies do gênero Stylosanthes (Leguminosae-Papilionoideae); S.guia - nensis (Aubl.) Sw., S.scabra Vog. e S.viscosa Sw. Piracicaba, 1988.

256p.

Tese - ESALQ
Bibliografia.

1. Izoenzima em Stilosante - Análise 2. Stilosante - Dinâmica de população 3. Stilosante - Distribuição espacial 4. Stilosante - Variação genética I. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba

CDD 633.39

DINÂMICA POPULACIONAL DE TRÊS ESPÉCIES DO GÊNERO

Stylosanthes (LEGUMINOSAE-PAPILIONOIDEAE):

S. guianensis (Aubl.) Sw., *S. scabra* Vog. E *S. viscosa* Sw.

MARIA LIDIA STIPP PATERNANI

Aprovada em: 01.12.1989

Comissão Julgadora:

Prof. Dr. Gerhard Bandel (substituindo o orientador) ESALQ/USP

Prof. Dr. João Rubens Zinsly ESALQ/USP

Prof. Dr. Luiz Antonio Rochelle ESALQ/USP

Prof.^a Dr.^a Catalina Romero Lopes IBM/UNESP/Botucatu

Prof.^a Dr.^a Maria Neysa Silva Stort IB/UNESP/Rio Claro

Prof. Dr. Paulo Sodero Martins
Orientador

AGRADECIMENTOS

*A todos que colaboraram
para a realização deste trabalho.*

*... "nem a ciência nem a técnica pode exhibir, em nenhuma
circunstância, a bandeira branca de uma pretensa neutralida-
de. Todo ato técnico, todo gesto científico jorra ideologia.
Todo técnico, todo cientista é sempre um político ...*

(D. Pedro Casaldáliga).

SUMÁRIO

	Página
RESUMO	v.
SUMMARY	ix.
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	6
2.1. A Espécie <i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw.	6
2.2. A Espécie <i>Stylosanthes scabra</i> Vog.	17
2.3. A Espécie <i>Stylosanthes viscosa</i> Sw.	23
2.4. Distribuição Espacial	30
2.5. Germinação e Dormência de Sementes	37
2.6. Ciclo Vital	42
2.7. Eletroforese	68
3. MATERIAL E MÉTODOS	78
3.1. Material	78
3.2. Métodos	78
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	98
4.1. Determinação da Variação Temporal no Padrão de Distribuição Espacial das Três Espécies de <i>Stylosanthes</i>	98
4.2. Determinação das Relações de Vizinhança Entre as Três Espécies de <i>Stylosanthes</i> , em Comuni- dades Naturais	106
4.3. Determinação do Tipo de Dispersão das Três Espécies de <i>Stylosanthes</i> em Comunidades Natu- rais	116

	Página
4.4. Avaliação da Dinâmica Populacional das Três Espécies de <i>Stylosanthes</i> em Condições Natu- rais de Pastagem	118
4.5. Avaliação das Izoensimas Esterásicas entre Famílias de <i>Stylosanthes</i> Pelo Método de Ele- troforese Horizontal em Gel de Amido	157
5. CONCLUSÕES	166
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	169
TABELAS E FIGURAS	195

DINÂMICA POPULACIONAL DE TRÊS ESPÉCIES DO GÊNERO

Stylosanthes (LEGUMINOSAE-PAPILIONOIDEAE):

S. guianensis (Aubl.) Sw., *S. scabra* Vog. E *S. viscosa* Sw.

Autora: MARIA LIDIA STIPP PATERNIANI

Orientador: PROF. DR. PAULO SODERO MARTINS

RESUMO

O presente trabalho foi elaborado com o objetivo de ampliar as informações sobre a dinâmica populacional das espécies *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw., *S. scabra* Vog. e *S. viscosa* Sw.. Para tanto, foram obtidos dados sobre: (1) a variação temporal no padrão de distribuição espacial das três espécies; (2) as relações de vizinhança entre as mesmas; (3) o nível de segregação das três espécies; (4) os componentes da história vital e; (5) a variabilidade genética isoenzimática existente entre as três espécies de *Stylosanthes*.

Os dados foram obtidos através de coletas e observações de campo realizadas em áreas de pastagem e áreas alteradas (sem pressão animal) localizadas em quatro regiões do Estado de São Paulo (Piracicaba, São Pedro, Americana e Charqueada). Para a análise das isoenzimas esterásicas foi

empregado o método de eletroforese horizontal em gel de amido. As análises foram desenvolvidas no Laboratório de Genética Ecológica, do Instituto de Genética - ESALQ/USP.

As principais conclusões obtidas foram:

1) Não houve variação no padrão de distribuição espacial das espécies *S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa*, nas duas áreas de pastagem amostradas em Piracicaba (SP) e São Pedro (SP), após um período de três anos. As espécies mantiveram, após aquele período, o modelo colonial de distribuição espacial.

2) Na maioria das comunidades naturais de *Stylosanthes* houve uma condição de anisopleitia na representação das três espécies estudadas, isto é, houve uma desigualdade na proporção de cada espécie em cada comunidade. A predominância de cada espécie numa determinada região deve estar relacionada às condições ecológicas específicas daquela região.

3) Com relação às combinações de planta base/primeiro, segundo e terceiro vizinhos mais próximos para a maioria das comunidades naturais de *Stylosanthes* amostradas, a formação dos pares de vizinhança não foi independente ou casual, mas houve uma associação preferencial entre as três espécies estudadas. Essa associação ocorreu entre plantas da mesma espécie, ou seja, há uma tendência das três espécies de *Stylosanthes* se excluírem umas às outras, evitando assim, uma competição inter-específica.

4) O nível de segregação das três espécies de *Stylosanthes* variou no tempo, entre as diferentes comunidades

amostradas e entre os três tipos de combinações de vizinhança (primeiro, segundo e terceiro vizinhos mais próximos). Essas variações devem estar relacionadas às variações de tempo e espaço que ocorrem tanto entre como dentro de cada comunidade amostrada.

5) O banco de sementes presente nas duas áreas de pastagem amostradas (Piracicaba e São Pedro) é bastante diversificado, sendo composto de sementes das três espécies de *Stylosanthes* estudadas e de diversas espécies invasoras, cujas sementes se encontram agregadas no solo. As sementes de *Stylosanthes* presentes no banco do solo possuem alta porcentagem de dormência exógena. A manutenção de uma porcentagem de sementes dormentes no solo vem a ser uma estratégia adaptativa da comunidade vegetal para a preservação das espécies e da variabilidade genética das mesmas.

6) A partir da população do banco de sementes até a população de plantas adultas, há uma gradativa redução no número de indivíduos que compõem cada estágio do ciclo vital das espécies de *Stylosanthes*, em ambas as áreas de pastagem amostradas. O número de indivíduos aumenta na população de sementes produzidas, cuja densidade é maior que a da população de plantas adultas; no entanto é menor que a da população do banco de sementes. O padrão descrito pelas relações de densidade dos diferentes estágios do ciclo vital das espécies de *Stylosanthes* segue as etapas do modelo de dinâmica populacional de plantas descrito por HARPER & WHITE (1970), que resume a sequência de eventos naturais por que

passa uma semente, desde a sua formação na planta-mãe até o seu desenvolvimento como planta adulta.

7) Há variações quanto ao número e padrão de bandas das isoenzimas esterásicas entre as três diferentes espécies de *Stylosanthes*. Para cada espécie, porém, há uma constância no padrão de bandas em ambas as regiões amostradas, nos dois anos de coleta, tanto em famílias coletadas individualmente, como nas coletadas em colônias; com exceção da espécie *S. scabra* que apresenta polimorfismo com relação ao padrão de bandas esterásicas, entre as famílias originárias de Piracicaba.

8) O monomorfismo isoenzimático presente em *S. scabra* originária de São Pedro e em *S. guianensis* e *S. viscosa* coletadas em ambas as regiões amostradas, deve estar relacionado ao efeito do fundador, que causa deriva genética, ou seja, a colonização das áreas de pastagem de Piracicaba e São Pedro deve ter ocorrido com poucos indivíduos, apresentando restrita variabilidade genética.

POPULATION DYNAMICS OF THREE SPECIES OF
Stylosanthes (LEGUMINOSAE-PAPILIONOIDEAE):

S. guianensis (Aubl.) Sw., *S. scabra* Vog. e *S. viscosa* Sw.

Author: MARIA LIDIA STIPP PATERNIANI

Adviser: PROF. DR. PAULO SODERO MARTINS

SUMMARY

The study was undertaken in order to gain more information on the population dynamics of the species *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw., *S. scabra* Vog. e *S. viscosa* Sw. Data were obtained on: (1) temporal variation on the spatial distribution pattern of the three species; (2) neighbouring relationships among the three species; (3) the degree of dispersion of the three species; (4) components of life history and; (5) isoenzymatic genetic variability among the three *Stylosanthes* species.

Areas of pasture and changed areas (without animal pressure) located in four places of the State of São Paulo (Piracicaba, São Pedro, Americana and Charqueada), were used for the study where the data were collected using sampling procedures. The horizontal gel electrophoresis method was used to study the esterase isoenzyme.

Main conclusions are as follows:

1) After a period of three years in the two pasture areas of Piracicaba (SP) and São Pedro (SP), no variation of the pattern of the spatial distribution was found for the species *S. guianensis*, *S. scabra* and *S. viscosa*. After that period, the species showed a colonial type of spatial distribution pattern.

2) In most of the natural *Stylosanthes* communities it was found a condition of anisoplety representing the three species studied. This indicates that a different proportion of each species was present in the community. Thus, the prevalence of each species in a given location might be related to the specific ecological conditions of the location.

3) Considering the base plant and the first, second and third neighbouring plants, for the most of the communities studied the appearance of paired neighbours was not independent or random, instead there was a preferential associations among the three species. That association was found among plants of the same species, showing a tendency of the three *Stylosanthes* species excluding themselves, avoiding in this way an inter-specific competition.

4) The degree of segregation of the three *Stylosanthes* species showed temporal variation, among the communities as well as among the three types of neighbouring combinations (first, second and third neighbours). These variations might be related to the temporal and spatial variations that occur both among and within each community.

5) The seed bank found in the two areas of pasture studied (Piracicaba and São Pedro) is well diversified. It is composed of seeds of the three species of *Stylosanthes* studied and of several invader species. The seeds of the *Stylosanthes* species present in the bank are characterized by a high degree of exogenous dormancy. This high dormancy confer an strategic adaptation for the preservation of species and their genetic variability.

6) From the population of seeds at the bank up to the population of adult plants, there is a continuous decrease in the number of individuals that represent each vital stage of the *Stylosanthes* species, in both pasture areas. There is an increase in the number of individuals at the population of seeds produced, which density is greater than of the population of adult plants. However that density is smaller than of the population of the seed bank.

7) The study showed variations regarding the number and pattern of the bands of esterase isoenzymes among the three species of *Stylosanthes*. On the other hand for each species it was found a constant pattern of bands for both locations and in the two years. The same constancy was found both in families individually collected as well as in the collected colonies. An exception was found for *S. scabra* which presents polymorfism for the pattern of esterase bands among the families collected in Piracicaba.

8) The isoenzymatic monomorfism found in *S. scabra* from São Pedro and in *S. guianensis* and *S. viscosa* from both

areas studied, might be related to the founder effect that causes the genetic drift. This might indicate that the colonization of the pasture areas of Piracicabã and São Pedro must have started from few individuals, showing small genetic variability.

1. INTRODUÇÃO

Para a compreensão da dinâmica de populações de plantas, em condições naturais, há necessidade de uma integração entre os conhecimentos teóricos da Genética de Populações e da Ecologia de Populações com as observações diretas da mudança no número de indivíduos de uma comunidade vegetal e das forças seletivas que condicionam essa mudança. A Biologia de Populações, dentro de um enfoque multidisciplinar, tem como objetivo suprir aquela necessidade de integração, através do estudo dos mecanismos de adaptação e evolução de populações e da análise das características genéticas, ecológicas, ecogeográficas e demográficas de sistemas de multiespécies que ocorrem em ambientes heterogêneos, tanto no tempo como no espaço (MARTINS, 1985).

As espécies, normalmente constituídas por um conjunto de populações locais, não são entidades estáticas, com relações já fixadas com o ambiente; mas são elementos plásticos que, muitas vezes, mudam sua constituição genética sob a influência de fatores ambientais e de interações com outras espécies. A estrutura de uma população natural pode estar sujeita a drásticas variações ao longo de sua distribuição geográfica (BROWN, 1978). Densidade populacional,

natureza das relações entre os indivíduos e os fatores ambientais, e interações entre indivíduos e populações locais são informações necessárias para se caracterizar, ecologicamente, a estrutura de uma população natural. Para uma caracterização genética e evolutiva dessa estrutura, são necessários dados sobre a variabilidade morfológica dos indivíduos, seu comportamento reprodutivo, padrões de fluxo gênico e estratégias adaptativas aos diferentes habitats. Outras informações como padrão de distribuição espacial, estratégias de colonização e relações entre populações, completam os dados necessários para a compreensão da estrutura populacional de uma espécie (MARTINS, 1987).

Constata-se, ultimamente, uma rápida e frequente transformação dos habitats naturais atingidos por diversas atividades humanas. Essas transformações trazem uma série de mudanças no ecossistema envolvendo processos evolutivos que levam a alterações tanto nos habitats, como na variabilidade genética das espécies (MARTINS, 1988). Conhecendo-se, pois, a estrutura genética das populações naturais, pode-se detectar a atuação dos diversos fatores ambientais sobre a dinâmica dessas populações, bem como avaliar o grau de alteração a que estão sujeitas.

Embora já se conheçam vários trabalhos realizados dentro dessa linha de pesquisa, há ainda uma escassez de dados que contribuam, simultaneamente, com informações sobre as variações demográficas, genéticas e ecológicas em populações naturais. Para espécies vegetais, esses

estudos alcançaram maior ênfase a partir dos trabalhos realizados por Harper e colaboradores (HARPER, 1960; 1965; 1967; HARPER & OGDEN, 1970; HARPER & WHITE, 1970). O material de estudo — espécies colonizadoras — se mostrou altamente apropriado para pesquisas evolutivas (BAKER & STEBBINS, 1965). A partir de então, espécies colonizadoras têm se tornado o objeto de estudo de vários trabalhos (HARPER, 1977; SOLBRIG, 1980; JAIN, 1982).

No Brasil são encontradas inúmeras famílias de plantas tropicais e sub-tropicais caracteristicamente colonizadoras. A família Leguminosae é uma das que oferece material adequado para estudos relacionados às estratégias adaptativas utilizadas na colonização de habitats abertos e/ou alterados pelo homem (MARTINS, 1985). O gênero *Stylosanthes*, pertencente àquela família, inclui espécies que apresentam alta capacidade colonizadora e ampla variabilidade ecológica, sendo, pois, ótimo material para estudos de Biologia de Populações. Além disso, esse gênero apresenta grande potencial como planta forrageira, havendo inclusive cultivares selecionados para áreas de pastagem (HUTTON, 1970; WILSON, 1978).

Embora ainda restritos, vários trabalhos na área de Biologia de Populações têm sido realizados no Brasil, utilizando-se diferentes gêneros de leguminosas forrageiras. Populações naturais de *Centrosema*, foram estudadas quanto à variabilidade genética de vários caracteres agrônômicos (JARAMILLO, 1981; MONTEIRO, 1980; PENTEADO, 1982) e

também quanto à morfologia floral e biologia da reprodução (BATTISTIN, 1983). O gênero *Desmodium* também foi estudado quanto à variabilidade genética de populações naturais (OLIVEIRA, 1979) e quanto à biologia de sementes de espécies nativas (VEASEY, 1987). Trabalhos sobre variabilidade interpopulacional a diferentes níveis de acidez de alumínio (Al) foram realizados em populações do gênero *Leucaena* (SILVA, 1987; MALUF, 1984).

Para o gênero *Stylosanthes* já foram realizados estudos sobre: variabilidade de caracteres agronômicos (BARROS, 1978; PONTES, 1988); variabilidade morfológica entre populações naturais (BARRIGA, 1979); relação entre morfologia do fruto e dispersão de sementes e identificação de estrategistas -r e -K entre diferentes espécies (SOARES, 1980); biosistemática de diferentes taxons (BATTISTIN, 1981); variabilidade interpopulacional à tolerância ao Al (BURNQUIST, 1984); mecanismos de controle da germinação e dormência de sementes (PATERNIANI & MARTINS, 1979; REIS, 1984); modelos de distribuição espacial (PATERNIANI, 1984); distribuição fracionária de energia e biologia da semente (VIEIRA, 1987); variabilidade genética ao nível isoenzimático e taxa de cruzamento interpopulacional (MARCON, 1988).

Visando ampliar as informações sobre a Biologia de Populações do gênero *Stylosanthes*, o presente trabalho foi realizado com três espécies desse gênero: *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw., *S. scabra* Vog. e *S. viscosa* Sw.

Essas espécies ocorrem como plantas colonizadoras em áreas de pastagem e áreas alteradas (sem pressão animal), em várias regiões do Estado de São Paulo.

O presente trabalho teve, então como objetivos principais:

- a) Determinar a variação temporal no padrão de distribuição espacial das três espécies de *Stylosanthes* (*S. guianensis* (Aubl.) Sw, *S. scabra* Vog. e *S. viscosa* Sw.).
- b) Determinar as relações de vizinhança entre as três espécies de *Stylosanthes* e o nível de segregação das mesmas.
- c) Determinar os componentes da história vital das três espécies de *Stylosanthes* em condições naturais, através das seguintes informações: densidade do banco de sementes, porcentagem de germinação e de dormência das sementes do banco, densidade de plântulas e de plantas adultas de *Stylosanthes*, e densidade de sementes produzidas por plantas adultas de *Stylosanthes*.
- d) Avaliar o grau de variabilidade genética isoenzimática existente entre as três espécies de *Stylosanthes*.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. A Espécie *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw.

2.1.1. Características morfológicas e distribuição geográfica

S. guianensis apresenta-se com hábito arbustivo a subarbustivo, variando de ereto a prostrado, alcançando até 2 m de altura. Os ramos variam de pilosos a cerdoso-viscosos e a glabrescentes. Folíolos de elíticos a lanceolados, de ovados a obovados; agudos ou ocasionalmente obtusos no ápice; de glabros a pulverulentos ou cobertos de pêlos simples. Pecíolo de 2-10 mm de comprimento, às vezes canaliculado, piloso; estípulas com bainhas de 2-15 mm de comprimento, multinervadas. Espigas de ovóides a globosas, de poucas a muitas flores, de 5 a 20 mm de comprimento; brácteas na maioria das vezes unifolioladas, às vezes trifolioladas, de pilosas a cerdoso-viscosas ou glabrescentes. As flores são amarelas; cálice de glabro a pubescente; lomento com um só artícolo fértil, glabro a pubescente ou ocasionalmente com glândulas próximas do ápice, reticulado, estilete residual muito curto, com menos de 1mm.

Semente de coloração variada indo de preta, marrom a amarela (FERREIRA & COSTA, 1979; COSTA & FERREIRA, 1984).

Dentro do gênero, *S. guianensis* é a espécie que apresenta maior variabilidade e também mais ampla distribuição geográfica. É encontrada desde o México até a Argentina e o seu centro de diversificação é a América Tropical (MOHLENBROCK, 1958; WHYTE *et alii*, 1968; GROF *et alii*, 1970), sendo o Brasil considerado como a principal localidade desse centro (MEHRA & MAGOON, 1974).

MOHLENBROCK (1958) menciona a espécie *S. guianensis* no Brasil como ocorrente na Bahia, Ceará, Distrito Federal, Goiás, Minas Gerais, Pará, Paraná, Pernambuco, Rio de Janeiro, São Paulo e Paraíba. FERREIRA & COSTA (1979) acrescentam o Estado do Maranhão e Mato Grosso.

Através da relação de material de herbário, encontrada nas revisões taxonômicas realizadas por MOHLENBROCK (1958) e FERREIRA & COSTA (1979) e também através de coletas realizadas em quatro regiões de ocorrência natural de *Stylosanthes* (PATERNIANI, 1984), foi feito um mapeamento das principais localidades do Estado de São Paulo, onde são encontradas as espécies *S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa*. Através desse mapeamento observou-se que *S. guianensis* ocorre nas seguintes localidades: São Paulo, Capivari, Mogi Guaçu, Mogi Mirim, Paraguaçu Paulista, Ibaté, São Carlos, Campinas, Itapetininga, Descalvado, Araraquara, Piracicaba, São Pedro, Americana e Charqueada.

O crescente melhoramento de pastagens na Austrália tem possibilitado o desenvolvimento de várias cultivares comerciais de *S. guianensis* ssp *guianensis*, como: Schofield, Endeavour e Cook. No Brasil, a cultivar IRI 1022 também foi desenvolvida a partir daquela espécie. Estas cultivares são eretas, vigorosas, perenes, com ramos grossos e altamente susceptíveis à antracnose. São também conhecidas como tipos "comuns" da espécie *S. guianensis*. Trabalhos de avaliação preliminar dessas cultivares e outros acessos de *S. guianensis* têm sido realizados na Colômbia e nas regiões de Cerrado do Brasil (GROF *et alii*, 1979).

Outra cultivar australiana é a cv. Oxley, coletada no Paraguai. Possui ramos finos e a maioria de seus brotos são encontrados enterrados logo abaixo da superfície do solo, o que lhe confere resistência a fogo e geada. É adaptada a ambientes sub-tropicais, mas não a solos ácidos e inférteis (THOMAS & GROF, 1986).

BRANDÃO, COSTA & SCHULTZE-KRAFT (1985) classificaram uma nova variedade de *S. guianensis* denominada *pauciflora*. Uma cultivar de *S. guianensis* var. *pauciflora* foi desenvolvida pela EMBRAPA, com o nome de cultivar Bandeirante (=CIAT 2243). É bem adaptada a solo e clima das regiões de savana. Embora tolerante a baixas condições de fertilidade, essa cultivar tem capacidade para responder a fósforo. Todos os acessos são promíscuos em relação a *Rhizobium* e nodulam livremente com linhagens nativas. Sementes da cv. Bandeirante são ocasionalmente atacadas por insetos como

Stegasta bosquella e *Dielocerus formosus* (CIAT, 1981, citado por THOMAS & GROF, 1986). Quando desenvolvidos no Brasil, em latitude de 16°S, acessos da cv. Bandeirante floresceram de abril a maio. Experimentos em campo nessa latitude indicaram que o florescimento responde a dias curtos (ANDRADE *et alii*, 1983).

2.1.2. Morfologia do fruto e da semente

Quanto à morfologia do lomento há algumas variações entre as diferentes variedades de *S. guianensis*. FERREIRA & COSTA (1979) e COSTA & FERREIRA (1984), ao classificarem três variedades daquela espécie (*canescens*, *microcephala* e *vulgaris*) anotaram essas variações. Assim, *S. guianensis* var. *canescens*, apresenta lomento com um artículo fértil, glabro, reticulado, com 2,0 a 2,5 mm de comprimento por 1,5 a 2,0 mm de largura. Semente geralmente amarela, raramente preta, com 1,5 a 2,0 mm de comprimento por 1,2 a 1,5 mm de largura. *S. guianensis* var. *microcephala*, possui lomento com um artículo fértil, reticulado, glabro, com 2,0 a 2,5 mm de comprimento por 1,3 a 1,7 mm de largura. Sementes sempre amarelas, menores do que as duas outras variedades. E *S. guianensis* var. *vulgaris* possui lomento geralmente com um artículo fértil, embora alguns ecotipos encontrados na Serra do Cipó (Minas Gerais) apresentaram dois artículos. O lomento mede de 2,5 a 3,0 mm de comprimento por 1,5 a 2,0 mm de largura; é glabro, reticulado e com um teci-

do marrom na base. A semente pode ser amarela, preta ou marrom, de tamanho variável.

O dimorfismo observado no lomento parece ser um caráter adaptativo, estando provavelmente associado à dispersão das sementes. Estudando diferentes populações de *S. guianensis*, cujo lomento apresentava apenas um artículo fértil, SOARES (1980) verificou que a dispersão de sementes é bastante restrita, limitando-se, quase que totalmente, à projeção da copa da planta-mãe.

REIS (1984) realizou um estudo sobre a morfologia do fruto e da semente de diversas espécies de *Stylosanthes*, entre elas *S. guianensis* var. *canescens* (originária de Matão - SP) e *S. guianensis* var. *microcephala* (originária de Capitólio - MG). O autor observou que estas duas variedades apresentavam lomento com apenas um artículo fértil e um apêndice terminal muito reduzido. Estas características inerentes às variedades estudadas conferem uma dispersão de sementes bastante restrita, como já havia sido observado por SOARES (1980).

Trabalhando com três variedades de *S. guianensis* (*canescens*, *microcephala* e *vulgaris*) originárias respectivamente de Barbacena (MG), Santo Antônio do Monte (MG) e Divinópolis (MG), BATTISTIN (1981) também analisou as variações presentes entre as variedades quanto aos seguintes caracteres morfológicos do fruto: comprimento e largura do artículo e comprimento do apêndice terminal. Todos os caracteres estudados apresentaram ampla variabilidade, le-

vando a autora a concluir que existe uma analogia entre eles quanto à variação, cuja finalidade principal consiste numa maior probabilidade da espécie ou variedade encontrar um ambiente seguro para seu estabelecimento e desenvolvimento.

2.1.3. Variabilidade genética e potencial agronômico

Com o objetivo de avaliar a variabilidade de alguns caracteres agronômicos, BARROS (1978) trabalhou com 13 populações de *S. guianensis*, sendo 12 oriundas de diferentes regiões do Brasil e uma da Argentina. Os caracteres avaliados foram: hábito de crescimento, altura das plantas, número de ramos primários, peso de matéria seca, resistência à seca, resistência à antracnose, persistência, época de florescimento e área de cobertura do solo. Os resultados obtidos mostraram grande variabilidade, tanto entre como dentro das populações, para todos os caracteres avaliados, exceto para o número de ramos primários. O autor fez considerações sobre a possibilidade de melhorar a produção de matéria seca através da seleção indireta, aplicada nos caracteres altura das plantas, área de cobertura do solo pelas plantas e peso da matéria verde.

BOGDAN (1977) já havia observado em *S. guianensis* amplo período de florescimento e frutificação, com consequente desigualdade na maturação das sementes de uma mesma inflorescência. Segundo o autor, essa amplitude no período de floração e frutificação vem a ser uma caracte-

ristica de espécie não domesticada, como é o caso de *S. guianensis*.

Numa revisão sobre espécies brasileiras de *Stylosanthes*, COSTA & FERREIRA (1984) observam que o período de florescimento e frutificação de *S. guianensis* var. *canescens* compreende os meses de fevereiro a junho e meados de março a julho, respectivamente. A variedade *S. guianensis* var. *microcephala* apresenta florescimento no período de março a junho e frutificação de meados de março a junho. Os mais amplos períodos de florescimento e frutificação são apresentados por *S. guianensis* var. *vulgaris*. Para esta variedade, o florescimento ocorre de fevereiro a início de setembro e a frutificação de março a fins de setembro.

TRONGKONGSIN & HUMPHREYS (1988) realizaram um estudo sobre a influência do fotoperíodo depois da iniciação floral, na continuação do florescimento e na formação de sementes, nas cultivares Bandeirante e Cook. Plântulas de *S. guianensis* var. *guianensis* cv. Cook e *S. guianensis* var. *pauciflora* cv. Bandeirante foram desfoliadas e colocadas em casa de vegetação sob os seguintes tratamentos de temperatura: 23/18°C, 28/23°C, 33/28°C (dia/noite). Sob todas as condições, a cv. Bandeirante teve menor produção de sementes do que a cv. Cook; além disso foi mais pobremente sincronizada em seu florescimento inicial, apresentou maturação lenta e poucas espigas. Os autores indicam a necessidade de novas seleções nesse material "tardio".

Na América Central e México, a variedade *S. guianensis* var. *guianensis* parece estar limitada a solos ácidos (WILLIAMS *et alii*, 1984). Trabalhando com 25 populações de *S. guianensis*, de diferentes procedências, BURNQUIST (1984), avaliou a variabilidade intra-específica para tolerância a alumínio. Detectaram-se diferenças quanto à resposta ao alumínio entre as diferentes populações de *S. guianensis*, sendo possível classificá-las numa escala que compreende desde as populações mais sensíveis até as mais tolerantes ao alumínio. O autor observou também variações intra-populacionais quanto ao caráter tolerância ao alumínio.

Trabalhando com as variedades *S. guianensis* var. *canescens*, *S. guianensis* var. *microcephala* e *S. guianensis* var. *vulgaris*, originárias respectivamente de Barbacena (MG), Santo Antonio do Monte (MG) e Divinópolis (MG), BATTISTIN (1981) e BATTISTIN & MARTINS (1988), avaliaram a variabilidade, entre as três variedades, para 19 caracteres morfológicos (vegetativos e reprodutivos). As três variedades. Os autores concluíram que esta variabilidade apresentada pelas três variedades é tão ampla quanto à observada entre e dentro de diferentes espécies de *Stylosanthes*, o que torna difícil estabelecer um critério diferencial entre espécies e variedades. Tudo indica que estas variedades estejam sofrendo um gradual processo de diferenciação.

Diferenças genéticas para caracteres como dias para florescimento, diâmetro médio, área basal, hábito de crescimento, folhagem e produções de matéria verde e seca,

foram observadas entre 21 populações de *S. guianensis* (MARTINS & VELLO, 1983). Os coeficientes de determinação genotípica indicaram que, os caracteres hábito de crescimento e dias para florescimento podem responder mais rapidamente à seleção, mas, o melhoramento para produção de matéria seca e verde poderá ser mais difícil. Os autores concluíram que é possível melhorar a produção de matéria seca, indiretamente, fazendo-se seleção para maiores produções de matéria verde, diâmetro médio ou área basal.

A ampla variabilidade observada para diversos caracteres de interesse agrônômico confere à espécie *S. guianensis* alto potencial como planta forrageira. No entanto, ecotipos tropicais desta espécie têm apresentado baixos índices de persistência na pastagem quando submetidos a pastejo pesado ou à desfoliação (CAMERON *et alii*, 1984).

Segundo HUMPHREYS (1981), adaptação ao pastejo requer resistência a desfoliação, à excreção de fezes e urina e ao pisoteio. A intensa pressão de seleção natural exercida pelas extensas populações de herbívoros sobre as leguminosas das savanas da África, certamente foi um importante fator no processo evolutivo daquelas plantas herbáceas que, então, desenvolveram mecanismos adaptativos que conferissem resistência à pressão de pastejo (HODGKINSON & WILLIAMS, 1983). MARTINS (1984) lembra que a ausência dessa pressão de seleção nos cerrados da América do Sul não permitiu o desenvolvimento dos mesmos mecanismos adaptativos ao estresse de pastoreio nas leguminosas herbáceas americanas,

tornando-as, conseqüentemente, naturalmente susceptíveis a alta pressão animal quando em condições de pastagem. Apesar disso, o caráter de persistência na pastagem pode ser selecionado a partir de ecotipos tropicais que já se mostram resistentes à desfoliação, ao pisoteio, com ramificações mais fechadas na superfície do solo e com hábito prostrado.

Visando avaliar a validade de algumas predições da teoria de seleção-r e seleção-k em populações naturais de *S. guianensis*, bem como estudar a estratégia de distribuição fracionária de energia naquelas populações, SOARES (1980) realizou uma série de ensaios com aquela espécie. Os resultados obtidos pelo autor permitiram concluir que as populações originadas de ambientes instáveis destinam mais recursos à reprodução (estrategistas-r) do que as populações de ambientes mais estáveis (estrategistas-k). Além disso, populações com hábito de crescimento prostrado ou tendentes ao prostrado, alocam maior quantidade de energia para a produção de folhas e ramos (estrategistas-k) do que populações de porte ereto que destinam mais energia à reprodução (estrategistas-r).

A importância agronômica de *S. guianensis*, assim como do gênero *Stylosanthes* como um todo, é confirmada pela citação de ROBINSON & MEGARRITY (1975), que consideram o gênero como um dos mais estudados dentre todos os demais introduzidos nas pastagens australianas, e a espécie *S. guianensis* como uma das mais conhecidas nas regiões tropicais e subtropicais. Na Austrália já existem várias culti-

vares de *S. guianensis* registradas, e diversos programas de melhoramento dessa espécie. Alta produção de sementes sob pastejo é um dos objetivos desses programas e a cultivar Graham tem sido utilizada como parental para a obtenção de materiais com alta produção de sementes e boa regeneração de plântulas (CAMERON *et alii*, 1984). Outra cultivar selecionada foi *S. guianensis* cv. Cook, que apresenta alta produção de matéria seca durante o inverno e primavera (EDYE & CAMERON, 1984).

EDYE (1987) enfatiza a importância de *Stylosanthes* como sendo uma das principais fontes de cultivares de leguminosas forrageiras tropicais. Segundo o autor, o melhoramento das pastagens tropicais com *Stylosanthes* pode levar a notáveis aumentos no peso do gado entre outros benefícios. Contudo, bons resultados são obtidos com uma cuidadosa escolha de cultivares adaptadas às condições locais de solo e clima e com efetiva resistência à antracnose, uma das doenças mais críticas em pastagens. EDYE (1987) cita várias espécies, entre elas *S. guianensis* var. *pauciflora*, fornecedora de cultivares resistentes à antracnose e adaptadas a amplas condições climáticas, edáficas e biológicas, que podem ser utilizadas em locais onde o melhoramento de pastagens é viável.

2.2. A Espécie *Stylosanthes scabra* Vog.

2.2.1. Características morfológicas e distribuição geográfica

Stylosanthes scabra apresenta-se como sub-arbusto, de ereto a sub-ereto, muito ramificado, alcançando até 1,5 m de altura, recoberto por pêlos curtos, algumas vezes viscosos, raramente glabrescentes. Os folíolos podem ser elíticos a obovados, de oblongos a lanceolados, obtusos a mucronados no ápice, com pêlos curtos e densos nas duas faces, algumas vezes glabrescentes, com cerdas raras, com 4 a 6 pares de nervuras conspícuas; pecíolo canaliculado, com pêlos densos. As espigas são estreitas, mais longas que largas, multifloras, com flores amarelas. O lomento possui duas articulações férteis, sendo o artícolo superior glabro a glabrescente e o inferior piloso. Possui um eixo rudimentar menor que o lomento. A semente é pequena, amarela, com 1,5 a 2,0 mm de comprimento (FERREIRA & COSTA, 1979; COSTA & FERREIRA, 1984).

A espécie mostra-se largamente dispersa. MOHLENBROCK (1958) menciona para o Brasil sua ocorrência nos Estados da Bahia, Mato Grosso, Minas Gerais, Paraíba, Pernambuco, São Paulo e Rio Grande do Sul. FERREIRA & COSTA (1979) acrescentam Goiás, Distrito Federal, Rio de Janeiro, Ceará, Rio Grande do Norte, Pará e Roraima. Os autores acreditam que a espécie ocorra nos demais estados do país, nos

quais ainda não foram realizadas coletas. Em Minas Gerais, COSTA & FERREIRA (1984) observaram que *S. scabra* ocorre em todos os tipos de solo e formações vegetais. Em suas coletas, os autores notaram que a espécie apresenta hábito vegetativo muito diversificado, desde ereto a prostrado, com caules sempre lenhosos na base. A coloração dos folíolos também variou muito e a floração foi desde muito precoce a tardia. A produção de sementes é elevada e existe também grande variação na pilosidade dos caules e folhas. A nodulação das raízes não é muito abundante. Alguns ecotipos coletados mostraram-se bastante atacados pela antracnose, enquanto outros apresentaram certa tolerância.

Em recente revisão da espécie, COSTA & FERREIRA (1984) citam dois ecotipos de *S. scabra* que podem ser reconhecidos em condições de campo, algumas vezes desenvolvendo-se juntos. Um deles possui caules lenhosos, hábito variável e é mais frequente no Brasil. Produz grande quantidade de sementes e é susceptível à antracnose e à broca do caule. O outro ecotipo é de porte ereto, ramos finos, com folíolos longos e estreitos, produz sementes durante todo o ano e é mais tolerante à antracnose. Ocorre em alguns estados do nordeste, no norte de Minas Gerais, Rio de Janeiro e Bahia, em baixas altitudes e altas temperaturas.

Em revisão realizada com diversas espécies de *Stylosanthes*, WILLIAMS *et alii* (1984) citam *S. scabra* como uma das espécies que possui ecotipos adaptados a clima frio, embora, de um modo geral, essa e outras espécies de *Stylo-*

santhes estão mais adaptadas às condições tropicais e subtropicais. *S. scabra* ocorre em solos ácidos de baixa fertilidade, embora já tenham sido encontrados ecotipos em solos próximos de reação neutra.

No final de 1960, diversos programas de melhoramento de *Stylosanthes* na Austrália foram realizados com espécies mais amplamente adaptadas às condições dos trópicos semi-áridos, como as espécies *S. hamata* e *S. scabra*. Desses programas foram obtidas as cultivares *S. scabra* cv. Seca, resistente à antracnose, e *S. scabra* cv. Fitzroy que, apesar de ser susceptível à antracnose é cultivada em regiões subtropicais, de baixa pluviosidade, onde a ocorrência daquela doença não é muito severa (EDYE, 1987).

No Estado de São Paulo, a espécie *S. scabra* já foi encontrada nas seguintes localidades: Campinas, São José do Barreiro, Matão, Mogi Guaçu, Ubatuba, São Paulo, Itapetininga, São José dos Campos, Piracicaba, São Pedro, Americana e Charqueada (MOHLENBROCK, 1958; FERREIRA & COSTA, 1979; PATERNIANI, 1984).

2.2.2. Morfologia do fruto e da semente

Como já citado anteriormente, o lomento de *S. scabra* possui duas articulações férteis, com 2,5 a 3,0 mm de comprimento. O artículo superior é glabro a glabrescente e o inferior piloso. Apresenta também um apêndice terminal alongado e uncinado, com $1/3$ a $1/2$ do comprimento do artículo

superior. A produção de sementes, cuja coloração é sempre amarela, é bastante elevada (FERREIRA & COSTA, 1979; COSTA & FERREIRA, 1977, 1984).

Segundo MOHLENBROCK (1963), a espécie pode também apresentar uma só articulação fértil, pubescente.

REIS (1984) analisou a variabilidade existente entre os caracteres morfológicos do lomento e da semente em várias espécies de *Stylosanthes*, entre elas, uma população de *S. scabra* originária de Jaíba (Minas Gerais). O autor observou que todas as amostras avaliadas de *S. scabra* apresentaram dois artículos férteis no lomento e um apêndice terminal persistente no ápice do artículo superior (apical). Esse apêndice deve estar estreitamente relacionado à dispersão das sementes à longa distância, através da aderência do mesmo ao pêlo dos animais presentes nas pastagens. Esta hipótese também é discutida por BOGDAN (1977), BARRIGA (1979), BATTISTIN (1981) e BATTISTIN & MARTINS (1988). REIS (1984) ainda discute o valor adaptativo do dimorfismo do lomento na dispersão das sementes. Segundo o autor, o artículo apical deve estar mais relacionado à dispersão a longa distância, enquanto o artículo basal desempenha relevante papel na manutenção da população no local original, junto à planta-mãe.

2.2.3. Variabilidade genética e potencial agrônomo

Visando obter informações básicas sobre a variabilidade intra e inter-específica em diferentes espécies de *Stylosanthes*, entre elas *S. scabra*, originária de Itaguaí (Rio de Janeiro), BATTISTIN (1981) e BATTISTIN & MARTINS (1988) realizaram mensurações e análises de dezenove caracteres morfológicos (vegetativos e reprodutivos). Observou-se que *S. scabra* foi uma das espécies que apresentou maior variabilidade nos caracteres vegetativos, pois, dos oito caracteres avaliados, seis apresentaram significância entre plantas: comprimento e largura do folíolo central, comprimento e largura do folíolo lateral direito, comprimento da estípula e comprimento do dente. Também apresentaram significância os caracteres florais: comprimento e largura do estandarte e comprimento da asa; e os caracteres do fruto: comprimento do artículo superior, comprimento do artículo inferior e comprimento do apêndice terminal. Esses resultados estão de acordo com os trabalhos de MOHLENBROCK (1958) e FERREIRA & COSTA (1979) que, ao descreverem a espécie, concordaram com a existência de variações nas medidas de alguns caracteres.

Trabalhando com uma população de *S. scabra* originária de Jaíba (Minas Gerais) e várias outras espécies de *Stylosanthes*, REIS (1984) e REIS & MARTINS (1986) realizaram uma série de ensaios com o objetivo de estimar a distribuição fracionária de energia e também avaliar a validade

de algumas predições da teoria de seleção-r e seleção-k para as espécies estudadas. O conceito de estrategista-r e -k não é absoluto e sim relativo (GADGIL & SOLBRIG, 1972); portanto a classificação de um indivíduo será feita sempre em relação a outros indivíduos da população, em termos da quantidade de biomassa alocada à parte reprodutiva e vegetativa, em uma determinada condição ambiental. Assim sendo, e de acordo com os resultados obtidos por REIS (1984) e REIS & MARTINS (1986), a espécie *S. scabra* será classificada como estrategista-k quando comparada com as espécies *S. debilis*, *S. leiocarpa* e *S. humilis* estudadas no trabalho em questão. Porém, quando comparada com *S. guianensis* var. *microcephala*, *S. guianensis* var. *canescens* e *S. viscosa*, a espécie *S. scabra* será classificada como estrategista-r. Do ponto de vista evolutivo e ecológico, considerando-se exclusivamente a população estudada, os autores consideram que *S. scabra*, entre outras espécies, quando em ambientes instáveis, seria mais favorecida pela seleção natural, conforme a predição da teoria de seleção -r e -k.

Quanto às épocas de florescimento e frutificação em *S. scabra*, foram observados respectivamente, os períodos de dezembro a julho, e janeiro a agosto (COSTA & FERREIRA, 1984).

CAMERON et alii (1984) citam *S. scabra* como uma das espécies de *Stylosanthes* que apresenta boa persistência ao pastejo pesado. O desenvolvimento de coroas rente ao solo, como ocorre em alguns ecotipos dessa espécie, deve

ser o principal fator a conferir aquela persistência. Plantas prostradas com os ramos horizontais e suas gemas axilares dispostas na superfície do solo escapam à desfoliação, além de poderem manter altas taxas de crescimento sob pastejo (EDYE & CAMERON, 1984).

2.3. A Espécie *Stylosanthes viscosa* Sw.

2.3.1. Características morfológicas e distribuição geográfica

Segundo revisões de MOHLENBROCK (1958), FERREIRA & COSTA (1979) e COSTA & FERREIRA (1984), *S. viscosa* apresenta-se como um subarbusto, de ereto a prostrado, com caule densamente pubescente, com pêlos viscosos e entre-nós de 1 a 5 cm de comprimento. Os folíolos são elípticos a obovados, com 8 a 25 mm de comprimento por 3 a 5 mm de largura; ápice agudo ou obtuso, pubescente a hispido. As espigas são estreitas, alongadas, muito variáveis no comprimento, multífloras e terminais. O lomento apresenta, por vezes, somente uma articulação superior fértil; é reticulado-nervado, às vezes com pêlos curtos. A semente é amarela, com uma saliência acima do hilo.

Quanto à distribuição geográfica, MOHLENBROCK (1958) menciona a espécie em Cuba, República Dominicana, Jamaica, Guatemala, El Salvador, Honduras, México, Nicarágua, Panamá, Bolívia, Guianas, Colômbia, Paraguai, Suri-

name, Venezuela e, no Brasil, nos Estados de Minas Gerais, Bahia, Distrito Federal, Pernambuco, Rio de Janeiro, Santa Catarina e São Paulo. FERREIRA & COSTA (1979) acrescentam sua ocorrência no Paraná, Pará, Rio Grande do Norte, Alagoas, Sergipe, Ceará, Maranhão, Roraima, Mato Grosso e Espírito Santo.

Segundo WILLIAMS *et alii* (1984) a distribuição geográfica de *S. viscosa* é simpátrica à de *S. guianensis*. Porém, no hemisfério norte, *S. viscosa* se estende por quatro zonas não simpátricas com *S. guianensis*. Numa dessas zonas, em Sonora (México) são conhecidas duas coleções de *S. viscosa*. Outra zona compreende a extremidade sul de "Baja", Califórnia. No Texas, a espécie tem sido encontrada em locais restritos. E a outra área inclui Cuba, República Dominicana e Jamaica.

THOMAS & GROF (1986) citam *S. viscosa* como uma das leguminosas forrageiras mais promissoras nos cerrados do Brasil, embora a susceptibilidade à antracnose seja sua principal limitação. Apesar disso, alguns acessos têm sido selecionados e entre eles, CIAT 1094 tem apresentado excelente vigor e tolerância para a doença. Resultados semelhantes foram obtidos na Colômbia. De 123 acessos avaliados, somente quatro mostraram resistência no campo para doenças e ataque de insetos.

A ocorrência de *S. viscosa*, no Estado de São Paulo se dá em: Campinas, São Paulo, Araraquara, Monguaguá, Iguape, Rio Claro, Matão, Amparo, Praia Grande, São Vicente,

Cananéia, Ilha dos Alcatrazes, Ilha de Santo Amaro, Ilha de São Sebastião, Caraguatatuba, Itapetininga, Ubatuba, Sant'Ana, Itanhaém, Piracicaba, São Pedro e Charqueada. (MOHLENBROCK, 1958; FERREIRA & COSTA, 1979; PATERNIANI, 1984).

2.3.2. Morfologia do fruto e da semente

O lomento de *S. viscosa* usualmente apresenta dois artículos férteis (MOHLENBROCK, 1963). Contudo, FERREIRA & COSTA (1979) afirmam, que, por vezes, o lomento apresenta somente a articulação superior fértil, com 2,0 a 3,0 mm de comprimento, por 1,5 a 2,0 mm de largura, reticulado-nervado, às vezes com pêlos curtos. Possui também um estilete curtíssimo fortemente enrolado. A semente é sempre amarela e muito pequena.

A presença do apêndice terminal, como já citado por vários autores (BOGDAN, 1977; BARRIGA, 1979; SOARES, 1980; BATTISTIN, 1981; BATTISTIN & MARTINS, 1988), desempenha importante função na dispersão da semente a longa distância. Também o dimorfismo exibido pelo lomento é um caráter adaptativo e parece estar associado ao processo de dispersão de sementes.

A espécie *S. viscosa* foi estudada com relação à morfologia do fruto e da semente por REIS (1984) que trabalhou com uma população originária de Governador Valadares (Minas Gerais). O autor observou que o fruto dessa espécie é um lomento com dois artículos férteis, ocorrendo a

presença de um apêndice terminal persistente no ápice do artícuo superior (apical). Como já citado anteriormente, tanto o dimorfismo do lomento quanto a presença do apêndice terminal estão estreitamente relacionados à dispersão das sementes.

2.3.3. Variabilidade genética e potencial agronômico

Há uma ampla variabilidade natural em *S. viscosa* quanto ao hábito vegetativo, que vai, desde prostrado a ereto, e quanto à tonalidade das folhas, de verde claro a verde bem escuro. Ocorre em tipos diversificados de solo e vegetação, sendo bastante frequente na restinga onde aparecem plantas pequenas, mas em densos povoamentos. As espigas vão de curtas a muito longas. A semente é sempre amarela e muito pequena; e a produção de sementes é sempre muito grande. A floração fica entre média a tardia; as plântulas mostram desenvolvimento inicial muito lento. A espécie ocorre desde o nível do mar até 1300 m de altitude (FERREIRA & COSTA, 1979; COSTA & FERREIRA, 1984). Segundo esses autores, o florescimento de *S. viscosa* compreende o período de fevereiro a julho e o período de frutificação (produção de sementes) vai de abril a meados de julho.

A espécie ocorre em áreas de mata aberta ou em locais onde ela está totalmente exposta. Usualmente encontra-se em solos bem drenados, arenosos, derivados de material sedimentar ou granítico e com reação ácida. *S. viscosa*

é predominante em áreas tropicais e subtropicais quentes. No hemisfério sul, onde as latitudes aumentam, ela torna-se mais restrita na zona costal e subcostal (WILLIAMS *et alii*, 1984). Segundo estes autores, populações de *S. viscosa* que ocorrem no sopé das colinas da Bolívia, a altitudes de 1000 a 2000 m, devem representar ecotipos de distintas adaptações e ainda de diferenciação taxonômica. As populações de Cuba merecem ser mais estudadas devido ao frequente endemismo ocorrente nesse local geográfico.

MOHLENBROCK (1958) considera *S. viscosa* como uma espécie "complementar" de *S. scabra*, baseando-se no fato das duas terem muitas características morfológicas e agrônômicas em comum e estarem colocadas em grupos estreitamente relacionados. Elas são muitas vezes encontradas em ambientes semelhantes, sendo que *S. viscosa* aparentemente prefere solos mais ácidos, e se mostraram adaptadas a condições climáticas semelhantes quando foram introduzidas na Austrália (BURT *et alii*, 1970; 1971). Além disso, têm semelhantes respostas a fogo (GARDENER, 1980) e comprimento do dia (CAMERON & MANNETJE, 1977); semelhante germinação (GARDENER, 1975) e semelhantes modelos de desenvolvimento de plântulas (GARDENER, 1978). Por isso, as duas espécies muitas vezes têm sido tratadas em conjunto (BURT, 1984).

Diferenças fitoquímicas entre acessos brasileiros e mexicanos de *S. viscosa* foram observadas por ROBINSON & MEGARRITY (1975), STACE (1984) e por STACE & CAMERON (1984). Estes dois últimos autores sugerem a possibilidade

de ocorrer linkages genéticas entre *S. scabra* e *S. viscosa*; e baseando-se nos modelos isoenzimáticos, levantam a hipótese da existência de um ancestral comum para as duas espécies. WILLIAMS *et alii* (1984), contudo, acreditam não haver suficientes evidências de que as duas espécies sejam co-específicas.

S. viscosa é considerada uma importante leguminosa forrageira, especialmente para as condições de Cerrado no Brasil. O desenvolvimento de coroas rente ao solo, como ocorre em alguns ecotipos de *S. scabra* e também de *S. viscosa* é uma característica adaptativa importante, que confere às espécies maior capacidade de perpetuação nas pastagens e maior resistência à pressão animal. No entanto, uma das maiores limitações de *S. viscosa* é a sua susceptibilidade à antracnose e vários trabalhos têm sido desenvolvidos na Austrália, no sentido de identificar ecotipos resistentes à essa doença. Em um desses trabalhos, DAVIS *et alii* (1987) conduziram experimentos no campo com seis espécies de *Stylosanthes*, entre elas, dois ecotipos de *S. viscosa*, que foram avaliadas quanto à resistência natural à antracnose. Os autores identificaram alguns acessos com boa resistência natural à antracnose; entre eles, *S. viscosa* CPI 34904 apresentou bons níveis de resistência nos dois locais avaliados e *S. viscosa* CPI 33941 se mostrou resistente em apenas um local. O próximo passo, segundo os autores, é determinar a herança genética da resistência exibida por esses e outros ecotipos de *Stylosanthes* estudados no presente trabalho.

A variabilidade de *S. viscosa* se reflete, como já foi visto nos caracteres morfológicos da planta. BATTISTIN (1981) e BATTISTIN & MARTINS (1988) desenvolveram estudos com o objetivo de obter informações básicas sobre a variabilidade intra e inter-específica para dezenove caracteres morfológicos, em diferentes espécies de *Stylosanthes*, entre elas, *S. viscosa*, originária de Uberaba (Minas Gerais). Observou-se que *S. viscosa* apresentou significância para a maioria dos caracteres vegetativos e reprodutivos analisados. Os autores observaram ainda que *S. viscosa* é caracterizada por possuir tamanho bastante reduzido de várias estruturas, como folíolos (atingem o máximo de 25 mm), estípulas, brácteas e flores. A elevada significância de variabilidade observada nos caracteres morfológicos parece ter sido a causa de várias sinonímias encontradas para a espécie (FERREIRA & COSTA, 1979).

REIS (1984) e REIS & MARTINS (1986) estudaram *S. viscosa*, entre outras espécies de *Stylosanthes*, com relação à alocação diferencial de energia, avaliando, assim, a validade de algumas predições da teoria de seleção-r e seleção-k. A espécie *S. viscosa* era originária de Governador Valadares (Minas Gerais). Os autores observaram que as espécies e variedades perenes *S. guianensis* var. *canescens*, *S. guianensis* var. *microcephala*, *S. viscosa* e *S. scabra* alocaram maior fração de seus recursos energéticos para as atividades não reprodutivas, sendo então, classificadas como estrategistas-k, quando comparadas com a espécie anual *S. hu-*

milis (estrategista-r) também avaliada neste trabalho. Este fato vem confirmar a predição da teoria de seleção-r e seleção-k, de que realmente há uma distinção entre espécies anuais e perenes quanto à distribuição fracionária de energia. Os autores concluíram também que existe analogia, como preconizada pela teoria de seleção -r e -k, entre precocidade e esforço reprodutivo para a maioria das espécies estudadas.

2.4. Distribuição Espacial

Segundo MARTINS (1987) uma espécie é normalmente constituída por um conjunto de populações locais, que varia em número e no padrão de distribuição espacial. Assim sendo, a estrutura populacional de uma espécie deve ser caracterizada em relação às diferenças existentes entre as diferentes populações locais que a compõe, aos padrões de distribuição espacial, à dinâmica populacional e às relações mútuas de natureza genética e ecológica. Os padrões de distribuição espacial, juntamente com dados de densidade, frequência, tamanho e persistência de deme, são pois, os principais parâmetros utilizados para expressar a dispersão local, que vem a ser um dos componentes estruturais da população.

Numa população natural, os indivíduos podem ser arrançados espacialmente sob as formas: uniforme (ou regular), aleatória (ou casualizada) e colonial (ou contagio-

sa, aglomerada, agrupada, em "manchas") (GREIG-SMITH, 1957). Na distribuição uniforme, a presença de um indivíduo num dado ponto diminui a probabilidade de ocorrência de outro indivíduo da mesma população, num ponto adjacente. Na distribuição aleatória, a presença de um indivíduo num ponto, não afeta a probabilidade de aparecer um outro indivíduo, da mesma população, em suas adjacências. E na distribuição colonial, a presença de um indivíduo num ponto aumenta a probabilidade de aparecer um outro indivíduo da mesma população, em suas adjacências.

A distribuição de populações naturais de maneira aleatória é um evento relativamente raro, mesmo em áreas pequenas e aparentemente homogêneas (Greig-Smith, 1964, citado por JAIN, 1969). Contudo, existem razões biológicas para esperar que uma distribuição não aleatória possa ser produzida no ecossistema por mecanismos ecológicos.

Feller (1943), citado por McNAUGHTON & WOLF (1973), indica dois principais fatores que podem levar a uma distribuição espacial do tipo colonial: (1.º) tendência dos descendentes congregarem-se em volta dos pais, o que pode ser consequência da dispersão de sementes próxima à planta-mãe ou da reprodução vegetativa; (2.º) agrupamento dos habitats favoráveis à colonização, sendo que os indivíduos que obtêm sucesso adaptativo são os mesmos que tentam colonizar estes habitats, mantendo-se, pois, agregados. JAIN (1969) cita um terceiro fator como responsável pela distribuição dos indivíduos em forma colonial: a migração ou sobre-

vivência diferencial dos indivíduos, que leva a uma agregação dos mesmos.

A distribuição dos indivíduos de uma espécie está condicionada, também, à predação de sementes ou plântulas pelos predadores naturais, como ocorre em florestas tropicais (JANZEN, 1970). Segundo o autor, o comportamento predatório de alguns animais, muitas vezes está relacionado à distância de ocorrência da semente ou plântula. Assim, com a tendência das sementes se dispersarem próximo à planta-mãe, o lugar seguro para o estabelecimento de uma nova planta também estará relacionado à distância da planta-mãe e de outras plântulas da mesma espécie.

Outro fator que influencia na distribuição espacial de uma população é a heterogeneidade do habitat, independentemente do tipo de dispersão de sementes. Este fato foi comprovado pelos trabalhos de HARPER *et alii* (1965) com espécies de *Plantago*. Os autores simularam diversos micro-habitats e observaram que a distribuição espacial dos indivíduos era condicionada pela heterogeneidade espacial. Além disso, cada espécie alcançava sua densidade populacional máxima em diferentes condições ambientais.

A tendência dos indivíduos de uma população permanecerem agrupados devido à heterogeneidade ambiental, pode levar a consequências evolutivas importantes. Segundo McNAUGHTON & WOLF (1973), se o ambiente é estável, os genomas serão seletivamente favorecidos para aquele ambiente, e a população tenderá a desenvolver uma longa história evolu-

tiva com uma gradativa homogeneidade genética. Consequentemente, a população terá reduzida capacidade de responder a alterações bruscas do ambiente que, neste caso, poderia acarretar a extinção da espécie. Na natureza, porém, raramente se encontram ambientes estáveis. Normalmente o que se encontra é uma ampla variação ambiental, tanto no tempo como no espaço (EMLEN, 1973). Mesmo numa área relativamente pequena podem haver variações de solo, clima, etc, ao nível de micro-habitats. A análise da distribuição espacial de uma espécie pode, inclusive, revelar a ocorrência dessas variações.

PIELOU (1960) propõe um modelo para se estudar a distribuição espacial de populações de plantas, baseado na extensão do sistema radicular. Esse modelo foi aplicado numa população natural de *Pinus ponderosa*. A autora encontrou uma correlação positiva entre a distância de uma planta para o seu vizinho mais próximo e a soma de algumas medidas de tamanho do sistema radicular de duas plantas, entre as quais foi medida a distância. Segundo PIELOU (1960), este sistema explica a raridade de populações de distribuição regular na natureza. O estudo do modelo populacional mostra que um padrão regular seria obtido somente quando houvesse uma pequena amplitude de diâmetros circulares; ou, se numa amplitude maior, a densidade fosse baixa. Mas numa população natural de baixa densidade, somente a competição intra-específica poderá ser a causa de uma distribuição espacial regular.

Em seu trabalho sobre segregação numa população constituída por duas espécies, PIELOU (1961) elabora um esquema matemático para se detectar o grau de segregação entre espécies através das relações de vizinhança entre elas e define um coeficiente de segregação baseado nessas relações. Para ilustrar seus conceitos a autora aplicou seu método numa população de mata aberta formada pelas espécies *Pinus ponderosa* e *Pseudotsuga menziesii*.

PIELOU (1962) também utilizou o método de medir a distância de uma planta e o seu vizinho mais próximo para detectar o grau de competição entre plantas, em cinco populações naturais de árvores de floresta.

O método de análise das relações de vizinhança proposto por PIELOU (1961), tem sido amplamente utilizado no estudo das associações de plantas, devido à sua fácil aplicação (UNDERWOOD, 1976). Também tem sido aplicado para estudar os modelos de associação de formas sexuais dentro de populações constituídas de uma única espécie de plantas (LEVIN, 1974; BAWA & OPLER, 1977).

O coeficiente de segregação proposto por PIELOU (1961) também foi utilizado por LEVIN (1974) para explicar o grau de segregação de plantas brevistilas e longistilas em populações de *Hedyotis nigricans*. O mesmo coeficiente e o método do vizinho mais próximo também foram empregados por PACHECO (1987) para estudar a estrutura de populações naturais de *Oxalis physocalyx*, que apresenta heterostilia.

Outros métodos conhecidos para estudo da distribuição espacial em populações de plantas são o método de isonomas proposto por Ashby & Pidgeon (1942), citado por KERSHAW (1973), e o método da transeção. O método de isonomas consiste em se armar uma grade de quadrados contíguos sobre uma área amostrada e marcar, em cada quadrado, a posição e o número de plantas das espécies em estudo. A distribuição das espécies é, então, reproduzida num papel quadriculado.

O método da transeção consiste em se estabelecer linhas radiais, partindo de um único ponto, sobre a área a ser amostrada e, então colocar quadrados, a intervalos iguais, ao longo das linhas. Várias medidas podem ser obtidas pelo método da transeção, como densidade, frequência e cobertura das espécies, ao longo das linhas estabelecidas. Este método é de considerável importância na descrição da mudança da vegetação ao longo de um gradiente ambiental, ou em relação a alguma característica topográfica. Uma aplicação desse método foi feita numa área de pastagem. Através da transeção, foi possível ilustrar a mudança na composição botânica da área, que apresentava variações no tipo de solo, indo desde manchas com teor ácido até alcalino (KERSHAN, 1973).

SOARES (1980) empregou ambos os métodos (isonomas e transeção) para estudar o tipo de distribuição espacial e a abundância de populações naturais de *Stylosanthes guianensis*, em uma área de pastagem na região de Piracicaba

(SP), onde a espécie é nativa e ocorre como planta colonizadora. Com os dados obtidos dos levantamentos, o autor observou que *S. guianensis* ocorre formando colônias. Segundo SOARES (1980), a distribuição espacial de *S. guianensis* na forma de colônias, é devido à tendência dos descendentes permanecerem junto à planta-mãe. O autor confirma esta hipótese através dos dados, que ele próprio obteve, de dispersão de sementes. Observou-se que as sementes de *S. guianensis* são dispersadas, quase em sua totalidade, sob a copa das plantas-mães, e que existe uma tendência das mesmas se concentrarem na porção mediana, situada entre a coroa e o limite da copa.

Aplicando-se também o método de isonomas, foi realizado um estudo do modelo de distribuição espacial de três espécies de *Stylosanthes* (*S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa*), em dez áreas das regiões de Piracicaba, São Pedro, Americana e Charqueada, todas do Estado de São Paulo (PATERNIANI & MARTINS, 1981; 1982; 1983; PATERNIANI, 1984). Em todas as áreas amostradas houve uma tendência das espécies de *Stylosanthes* se distribuírem em forma de colônias. Concluiu-se que esse modelo de distribuição espacial deve estar sendo influenciado, principalmente, pela heterogeneidade ambiental e pelo tipo de dispersão das sementes. Contudo, não deve haver apenas um agente causal, mas uma interação de diversos fatores que resulta no tipo de distribuição espacial observado.

2.5. Germinação e Dormência de Sementes

A função biológica da semente é conservar e propagar a espécie. Ela ocupa, pois, uma posição crítica na história vital de uma planta superior. E a germinação das sementes é uma das fases do ciclo vital da planta, sujeita a maiores riscos (SOLBRIG, 1980). Em condições naturais, para que a semente possa desempenhar sua função por completo, ela deve germinar somente quando os fatores ambientais forem favoráveis, não só para a germinação, mas para o completo estabelecimento e desenvolvimento da plântula. Estas condições ocorrem somente em certas épocas do ano, ou mesmo em certas épocas da história vital da planta. Portanto há um período, de duração variável, entre a queda da semente e sua germinação, durante o qual a germinação é impedida por vários mecanismos de dormência. Esses mecanismos que estão relacionados ao controle da germinação, permitem às sementes não só germinarem na época mais favorável ao seu estabelecimento, mas também sobreviverem em condições adversas e críticas à perpetuação da espécie. A dormência de sementes é, pois, um caráter adaptativo e essencial para a sobrevivência de várias espécies não domesticadas, em determinados ecossistemas (WILLIAMS & ELLIOT, 1960; QUINLIVAN, 1971).

Sementes dormentes podem ser definidas como aquelas que, embora viáveis, não germinam sob condições favoráveis de temperatura, água e oxigênio, normalmente con-

sideradas adequadas para a germinação (BLACK, 1970; ROBERTS, 1972; MAYER & POLJAKOFF-MAYBER, 1975).

BEWLEY & BLACK (1985) consideram dois níveis de controle da dormência de semente: controle interno, quando a dormência é devida a fatores inerentes à semente e controle externo, quando a dormência é devida a fatores ambientais.

A dormência pode ser causada pelo tegumento da semente, que impede a germinação através da impermeabilidade à água, resistência mecânica ao desenvolvimento do embrião, resistência a trocas gasosas ou eliminação de substâncias químicas inibidoras da germinação. Também o embrião da semente pode impedir a germinação se estiver imaturo ou rudimentar, fisiologicamente inativo ou estar dormente devido a mudanças ambientais posteriores à maturação da semente (MAYER & POLJAKOFF-MAYBER, 1975; POPINIGIS, 1977; HUMPHREYS, 1981).

A maioria dos estudos sobre a dureza de sementes de leguminosas tem se concentrado sobre os métodos utilizados para romper o tegumento da semente, como a utilização de ácidos ou escarificação mecânica (ROLSTON, 1978). Embora sejam eficientes quanto a quebra da dormência, vários autores alertam para os danos que tais métodos possam causar nas futuras plântulas (KELLY & VAN STADEN, 1985) e no aumento das perdas de várias enzimas celulares (DUKE & KAKEFUDA, 1981).

A perda natural da impermeabilidade do tegumento deve ocorrer em vários pontos deste (MARTIN & WATT, 1944; EGLEY, 1979), mas, normalmente a permeabilidade está relacionada à lente do tegumento, e vários estudos em leguminosas papilionóidas têm analisado a função da lente da semente como o principal ponto de entrada de água (QUINLIVAN, 1971; BALLARD, 1976).

Alguns tratamentos têm se mostrado eficientes na ruptura da lente em sementes de leguminosas, tais como: vibração (KELLY & VAN STADEN, 1985), pressão mecânica sobre a lente (EGLEY, 1979), imersão da semente em água quente (EGLEY, 1979), calor seco, ou ainda, aplicação de campos elétricos de radio-frequência (BALLARD *et alii*, 1976). Sob condições naturais, flutuações de temperatura podem causar uma fenda na lente, resultando no aumento da permeabilidade da semente (QUINLIVAN, 1971).

Com o objetivo de trazer novas informações sobre essa função específica da lente, além de outras funções ainda não estudadas, MANNING & VAN STADEN (1987) realizaram um estudo com sementes de *Sesbania punicea* (Cav.) Benth. (Leguminosae, Papilionoideae) que apresentam, em condições naturais, baixa porcentagem de germinação devido à alta impermeabilidade das sementes. Os resultados indicaram que, tanto o local de início de entrada de água, quanto a quantidade de água são importantes na determinação do vigor da semente e da plântula. Apenas uma danificação da lente é mais eficiente na estimulação da germinação e na redução das

anormalidades das plântulas, do que extinção completa da lente. Os autores confirmaram que a lente nas sementes de leguminosas age como o local de início de entrada de água e também regula a quantidade de água absorvida, aumentando, assim, o vigor da semente e da plântula.

Vários autores têm estudado a importância do integumento materno na formação das sementes e, consequentemente, na determinação do nível de dormência das mesmas (WESTOBY, 1981; ROACH & WULFF, 1987). O efeito maternal na germinação deve ocorrer também através do endosperma, que contém maior quantidade de componentes maternos do que paternos, e contém importantes enzimas relacionadas à germinação (HARVEY & OAKS, 1974; EAGLES & HARDACRE, 1979). GARBUTT & WITCOMBE (1986) demonstraram em *Sinapis arvensis*, que o tegumento da semente (de origem materna) controla efetivamente a dormência.

Inúmeros fatores já foram detectados como agentes causais de variáveis níveis de dormência e germinação, entre eles, intensidade de luz, fotoperíodo, qualidade da luz (composição espectral), temperatura, níveis de O_2 e CO_2 , pH do meio, umidade, nutrientes do solo, etc. Estes fatores já foram pesquisados por VILLIERS, 1972; MAYER & SHAIN, 1974; HUMPHREYS, 1981; ROACH & WULFF, 1987; UNGAR, 1987, entre outros. Na realidade, não deve haver apenas um elemento causal, mas uma interação de fatores bióticos e abióticos determinando o grau de dormência e germinação das sementes.

Em leguminosas herbáceas tropicais o mecanismo de dormência parece estar relacionado predominantemente à impermeabilidade do tegumento das sementes (GARDENER, 1975; ROLSTON, 1978; GILBERT & SHAW, 1979). Por esta razão, diversos métodos para quebrar essa dormência física já foram avaliados. Para o gênero *Stylosanthes*, a escarificação do tegumento com lixa foi eficiente para as espécies *S. guianensis*, *S. hamata*, *S. capitata* (TEIXEIRA, 1979) e *S. humilis* (HOLM, 1973; BARRIGA, 1979). Ainda em *S. humilis*, a dormência pode ser quebrada com tratamento das sementes com calor seco a 75°C e a 95°C, durante 36 e 12 horas, respectivamente (HOLM, 1973) e com H_2SO_4 durante cinco minutos (TEIXEIRA, 1979). Imersão em água fervente durante dez segundos e congelamento a -17°C, durante sete dias foram eficientes para *S. gracilis* (PHIPPS, 1973). E para *S. guianensis*, efeitos positivos na quebra da dormência foram obtidos com tratamentos de congelamento a -13°C, durante 48 horas (MASTROCOLA & LIMA, 1979) e calor seco (mínimo de 15 a 25°C e máximo de 50 a 70°C) durante 2 a 8 semanas (BROLMANN, 1975), além de escarificação das sementes com lixas d'água (DELACHIAVE, 1984). Altas porcentagens de germinação foram obtidas com sementes de *S. guianensis* previamente tratadas com diferentes potenciais osmóticos, principalmente em solução osmótica preparada com polietileno glicol (PEG). Diminuição no potencial de água, através de soluções osmóticas, acarretou diminuição na porcentagem de germinação de sementes daquela espécie (DELACHIAVE, 1984).

Além desses métodos de indução artificial, algumas condições naturais podem ter o mesmo efeito de quebra de dormência em sementes de leguminosas. Em *S. humilis* e *S. hamata*, altas temperaturas do solo podem reduzir o grau de dormência das sementes (CAMERON, 1967; MOTT & McKEON, 1982). A época de colheita das sementes também é um fator que influi no grau de dureza e no índice de germinação das sementes, como foi observado por CAMERON (1967); HOLM (1973) e BOGDAN (1977).

Em *S. hamata* cv. Verano, porcentagens elevadas de sementes duras eram obtidas quando a temperatura do ar era mais elevada durante o período de formação das sementes. Quando a temperatura era mais baixa durante aquela fase do ciclo da planta, havia uma sensível redução na porcentagem de sementes dormentes (ARGEL & HUMPHREYS, 1981; 1983). Estes fatos comprovaram o efeito de um fator ambiental — temperatura — na dormência de sementes de *S. hamata*.

2.6. Ciclo Vital

A moderna biologia de populações está num processo de unificar os conhecimentos teóricos da genética de populações — cuja preocupação principal é com as mudanças na frequência gênica — com o conhecimento teórico da ecologia de populações, que se ocupa com as mudanças no número de indivíduos numa população e as forças que as controlam. Sob este novo enfoque é possível, pois, não só inte-

grar os dados de genética e ecologia, mas sobretudo, analisar e interpretar a dinâmica de populações de plantas (ROUGHGARDEN, 1979; SOLBRIG, 1980; JAIN, 1982; DIRZO & SARUKHAN, 1984; SNAYDON, 1984).

SOLBRIG (1980) cita como componentes mínimos da estratégia da história vital em plantas, os seguintes: (1) conjunto de sementes no solo, mortalidade de plântulas e plantas adultas; (2) idade da primeira reprodução; (3) período de vida reprodutiva (4) fertilidade, que é a proporção dos indivíduos reprodutivos num tempo determinado; (5) fecundidade, incluindo número de sementes, que depende do número de flores produzidas e das taxas de polinização; (6) idade da regressão da fecundidade; e (7) esforço reprodutivo, que é alocação de recursos para qualquer atividade reprodutiva, em oposição aos recursos alocados para crescimento, manutenção dos tecidos e defesa contra predadores. O autor lembra que para se estimar o valor adaptativo das características da história vital de uma planta, aspectos genéticos e ambientais devem ser considerados simultaneamente.

Ainda, para ajudar na apresentação do ciclo vital, o mesmo pode ser dividido em cinco principais estágios: (1) fase de pré-dispersão (da fertilização até a liberação das sementes), quando a nova planta é ainda dependente da planta-mãe; (2) fase da dispersão; (3) fase da germinação e estabelecimento (da germinação até a produção do primeiro par de folhas verdadeiras); (4) estágio adulto, incluindo tanto a fase pré-reprodutiva (juvenil), como a

fase reprodutiva adulta; (5) estágio de florescimento, gametogênese e fertilização. Em seu trabalho de revisão, SOLBRIG (1980) descreve e exemplifica cada um desses estágios.

Um modelo semelhante ao de SOLBRIG (1980), foi anteriormente proposto por HARPER & WHITE (1970). Segundo estes autores, o modelo de dinâmica populacional de plantas envolve as seguintes fases: Fase I: dispersão de sementes ou a "chuva" de sementes, que forma um "inoculum". Parte destas sementes deverão ficar estocadas, em estado dormente, formando um banco potencial de plantas, sobre ou sob o solo; Fase II: crivo ambiental; esta fase está relacionada às condições do ambiente onde se encontra a população; Fase III: população de plântulas, formada pelas sementes da fase I que germinaram e sobreviveram, depois de passarem pelo crivo ambiental da fase II. Essa população necessita de uma série de recursos ambientais que, normalmente, são insuficientes para permitir o desenvolvimento vigoroso de todas as plântulas. Ocorre, então, competição entre plântulas que resulta em morte ou degeneração de muitas delas; Fase IV: população de plantas adultas, formada pelas plântulas que sobreviveram na fase III. A fase IV envolve o desenvolvimento das plantas adultas até a produção de sementes, que serão dispersadas, iniciando-se, novamente o processo da dinâmica populacional. Este modelo procura descrever de maneira simplificada, toda a sequência de eventos que ocorre na natureza, responsável pela adaptação de uma semente. É através de seu sucesso adaptativo que uma semente poderá

chegar ao estágio de produzir mais sementes, e assim, dar continuidade ao ciclo vital da espécie.

SILVERTOWN (1982) descreve os estágios básicos do ciclo vital de plantas baseando-se no modelo de dinâmica populacional de HARPER & WHITE (1970). Segundo o autor, o ciclo se inicia com o banco ou conjunto de sementes que é a população de sementes no solo. A interface entre o conjunto de sementes e o estabelecimento das plântulas é considerada como um crivo ambiental. Algumas sementes passam através desse crivo com sucesso e emergem como plântulas; outras morrem ou permanecem dormentes no solo. As plântulas que emergem simultaneamente, ou quase, formam uma coorte. Esta coorte é uma unidade particularmente importante na demografia de plantas. Acompanhando esta coorte através do tempo, pode-se obter valores de probabilidade de nascimento (produção de sementes), morte e sobrevivência para indivíduos típicos de uma idade específica. A transição dos estágios juvenis (como semente ou plântula) para os últimos estágios do ciclo vital, onde ocorre a reprodução, é chamada de "recrutamento". O recrutamento deve ocorrer de sementes ou, como no caso de plantas, de reprodução vegetativa, pela produção de "filhas vegetativas" (perfiões).

Na presente revisão de literatura, será considerado o modelo de dinâmica populacional de HARPER & WHITE (1970), através do qual é possível elaborar um fluxograma de dinâmica populacional. Os componentes desse fluxograma, proposto por HARPER (1977), serão descritos a seguir.

2.6.1. Banco de Sementes

Após o amadurecimento, muitas sementes que caem das plantas permanecem sobre a superfície do solo e outras são enterradas no solo. Estas sementes formam o banco de sementes ou conjunto de sementes, sob a comunidade vegetal. Este banco de sementes pode representar parte da história de vida da vegetação local, uma vez que é constituído de sementes de diferentes espécies, que variam quanto à época de produção, à planta de origem, à viabilidade e à longevidade (HARPER, 1977).

O banco de sementes pode representar também, em populações naturais de plantas, uma possibilidade do fluxo gênico ocorrer no tempo, uma vez que há uma germinação diferencial entre as sementes que o constituem (MARTINS, 1987).

As plantas exibem um número variável de estratégias adaptativas, através das quais os indivíduos podem persistir por vários anos em estado dormente, aguardando um período em que as condições ambientais sejam favoráveis para o início e o completo desenvolvimento de sua história vital. A estratégia mais comum em comunidades naturais é a formação de um banco de sementes dormentes no solo. SILVERTOWN (1982) considera que esse estágio do ciclo vital das plantas pode ser encontrado em todos os tipos de vegetação não marítima. No estudo desse estágio da história vital, o autor considera de grande importância a comparação entre as espécies que

compõem o banco de sementes, com as que compõem a população de plantas adultas da comunidade local.

A primeira série de tentativas, para estimar um banco de sementes, foi feita em um solo cultivado, por BRENCHLEY & WARINGTON (1930, 1936). O local dos experimentos era cultivado com trigo de inverno desde 1843. De toda população de sementes do banco, a maior parte pertencia ao gênero *Papaver*. A variabilidade observada entre as plantas daninhas presentes nas parcelas amostradas foi refletida na população de indivíduos presentes no banco de sementes. A estimativa do banco foi de 39.000 sementes/m², representando 47 espécies diferentes.

Estudos do banco de sementes em áreas de pastagem foram desenvolvidos por CHIPPINDALE & MILTON (1934) e MILTON (1939). Semelhantemente ao experimento de BRENCHLEY & WARINGTON (1930, 1936), realizado em solo cultivado, o banco de sementes sob pastagem foi, muitas vezes, dominado por uma única espécie ou gênero; no caso, sementes de *Calluna vulgaris* representaram mais da metade da população total do banco.

SILVERTOWN (1982) salienta que é difícil determinar o destino que terão os indivíduos do banco de sementes, e que informações sobre a dinâmica dos mesmos é ainda insuficiente. Em um trabalho sobre o assunto, SARUKHAN (1974) semeou amostras repetidas de cem sementes viáveis de *Ranunculus repens*, *R. bulbosus*, e *R. acris*, em pequenas áreas de pastagem onde a dispersão natural de sementes foi impedida. Durante intervalos de tempo regulares, o autor

realizou contagens das plântulas que emergiam e também contagens das sementes que permaneciam enterradas no solo. A partir dos resultados obtidos, foi elaborado um modelo de dinâmica do banco de sementes, segundo o qual uma semente enterrada poderá ter os seguintes destinos: (1) germinar e dar origem a uma plântula; (2) sofrer deterioração no solo e morrer; (3) sofrer predação por organismos biológicos; (4) permanecer dormente no banco de sementes; (5) permanecer em estado ativo no banco de sementes.

Em áreas de pastagem, o banco de sementes influencia tanto na estrutura da comunidade, como na dinâmica da população, particularmente em comunidades formadas de gramineas anuais. Comparações entre espécies anuais e perenes indicam que o banco de sementes funciona como um "buffer" (efeito tampão), contra a extinção localizada de espécies (RICE, 1987).

Além de influir na estrutura e dinâmica da população de plantas adultas, o banco de sementes é influenciado pelas diversas etapas do ciclo vital das próprias espécies que compõem a vegetação local. Assim, a dispersão de sementes corresponde à primeira etapa no processo de entrada de sementes no banco; e, fatores que afetam a dispersão, conseqüentemente afetam também o banco de sementes no solo. Um estudo realizado por STILES (1987), ilustra o impacto que a sincronização da dispersão de sementes exerce sobre o arranjo espacial das sementes depositadas no solo. Também o tempo de amadurecimento dos frutos e a ampli-

tude de dispersão dos mesmos, são citadas como características evolucionárias que influem na entrada de sementes e na formação dos bancos no solo.

Além da dispersão, o grau de dormência e germinação das sementes pode alterar a estrutura e composição dos bancos de sementes (BASKIN & BASKIN, 1987). Como se sabe, as sementes podem exibir dormência física, fisiológica, morfofisiológica e mesmo podem não apresentar dormência. Todos estes tipos de estratégias de sobrevivência das sementes podem ser encontrados nos bancos de sementes, em diferentes graus e variando com as condições locais.

A predação de flores e sementes pode influenciar tanto no acréscimo de sementes para o banco, como no recrutamento de sementes para a formação de plântulas, e no estabelecimento e persistência destas (LOUDA, 1987).

Para VENABLE (1987) a semente representa uma estrutura morfológica relacionada a uma variedade de importantes funções ecológicas, tais como, dormência, dispersão e reprodução. A dormência, que resulta na produção de um banco de sementes, tem uma variedade de consequências ecológicas e evolucionárias. Uma importante consequência ecológica é o efeito tampão ("buffer") da população, frente à variabilidade ambiental. Uma importante consequência evolucionária está relacionada à seleção sobre o conjunto de sementes ("seedset"), que deve causar um impacto desproporcional na direção de mudanças evolucionárias na população.

Trabalhando com a espécie, *Trifolium hirtum*, MARTINS & JAIN (1979) realizaram um ensaio na Califórnia, através do qual procuraram acompanhar o sucesso de estabelecimento de colônias daquela espécie, em função do nível de variabilidade genética das fontes de sementes utilizadas. Os autores fizeram avaliações em dois anos bastante distintos quanto às condições climáticas. Assim, no primeiro ano, que foi considerado normal em termos de temperatura e precipitação, não houve diferenças significativas entre as diferentes fontes de sementes. No segundo ano do experimento a precipitação foi bastante baixa, e observou-se um maior sucesso de estabelecimento de colônias de *T. hirtum*, cujo banco de sementes apresentava maior índice de polimorfismo. Entre os dois anos houve também uma germinação diferencial de genótipos. Discutindo os resultados obtidos, os autores salientam a importância do banco de sementes para o manejo de reservas genéticas, com relação aos aspectos demográficos e genéticos do mesmo. O banco de sementes tem um importante significado como reserva potencial de genótipos e também como um mecanismo de fluxo gênico temporal, uma vez que há sobreposição de sucessivas gerações no banco, mantidas através da dormência de sementes.

2.6.2. População de plântulas

Embora muitas espécies de plantas estejam abundantemente representadas nos bancos de sementes, na

maioria dos casos a fração destas sementes que serão recrutadas para a formação de plântulas é extremamente reduzida (SILVERTOWN, 1982). ROBERTS & RICKETTS (1979) observaram que o número total de plântulas de espécies daninhas presentes em campos cultivados, representa somente 3% a 6% do número total de sementes daquelas espécies presente no banco de sementes do solo. NAYLOR (1972) estimou a fração de emergência de plântulas de *Alopecurus myosuroides*, uma gramínea invasora, através do método de marcação e recaptura de sementes do banco de sementes. Através dos dados obtidos, o autor calculou que 60% a 70% das plântulas que emergiram em uma determinada época eram provenientes de sementes produzidas e dispersadas recentemente. Apenas uma pequena porcentagem das plântulas originaram-se de sementes que estavam há muito tempo, no banco de sementes. Estes dados indicam também que uma população de plântulas se constitui numa coleção de indivíduos originários de sementes que variam quanto à época de produção e a longevidade.

HARPER, WILLIAMS & SAGAR (1965) adotaram o termo "safe site" (local seguro) para descrever as condições específicas da superfície do solo que permitem às sementes escapar de todos os riscos da fase de pré-germinação (incluindo predação) e vencer a dormência. Um local seguro vem a ser, então, a área na qual a semente deve encontrar os requerimentos necessários à sua germinação, ou seja: estímulos necessários para a quebra da dormência, condições requeridas para o início da germinação, e recursos (água e oxigê-

nio) que serão consumidos durante o processo germinativo. Além disso, um local seguro deve estar livre de predadores, competidores, patógenos de pré-emergência e constituintes tóxicos no solo.

O aparecimento das plântulas pode, então, ser considerado como sendo função do número de locais seguros oferecidos pelo ambiente. Portanto, diferentes densidades de plântulas são resultantes, ou de diferentes densidades de sementes depositadas num local seguro, ou de diferentes frequências de locais seguros quando a quantidade de sementes é abundante (HARPER, 1977).

A segurança de um local de germinação é determinada não somente pelos elementos necessários ao estabelecimento da plântula, mas também pela exclusão dos riscos àquele estabelecimento. Um dos riscos mais críticos é a dessecação a que está sujeito o sistema radicular da plântula. SUMMERFIELD (1973) demonstrou que, para espécies adaptadas a ambientes alagados (pântanos, etc.), como é o caso de *Narthecium ossifragum*, períodos de seca, ainda que bastante curtos, já são críticos para o estabelecimento das plântulas.

Vários fatores ambientais determinam se uma semente irá germinar ou não, e produzir ou não uma plântula. Variações desses fatores ambientais, como temperatura, tipo de solo, compactação do solo, e exposição à luz solar, podem alterar a frequência dos locais seguros e, portanto, alterar a probabilidade de uma semente formar e estabelecer uma plântula. Diversos fatores interagem durante o recrutamento

das sementes do banco de sementes. Uma demonstração dessa interação de fatores foi realizada por LIVINGSTONE (1972), estudando duas espécies de *Juniperus*: *J. communis* e *J. virginiana*.

Várias pesquisas foram realizadas para determinar os fatores ambientais que influenciam a transição entre semente e plântula (HARPER & BENTON, 1966; HARPER, WILLIAMS & SAGAR, 1965; SHELDON, 1974). Estes trabalhos mostram que diferentes espécies de plantas respondem a diferentes locais seguros, dependendo da interação entre o tamanho e a forma das sementes e a heterogeneidade da superfície do solo. O número de plântulas de uma espécie é, pois, determinado em função do número de locais seguros de um habitat.

A predação animal já foi citada como uma das principais causas de mortalidade de plântulas. SOLBRIG (1980) salienta que predadores de sementes muitas vezes tornam-se predadores de plântulas quando a disponibilidade de alimento diminui. Não há contudo, conforme observa o autor, trabalhos específicos sobre características estruturais de plântulas que as tornem protegidas de ataques de predadores, à semelhança do que ocorre em sementes de várias espécies.

Trabalhando com *Avena fatua* e *Avena barbata*, duas abundantes espécies das pastagens da Califórnia, MARSHALL & JAIN (1967) observaram que a densidade total de sementes daquelas espécies no solo, durante o início do verão, variou de 28 a 92 sementes por m^2 , das quais 20% a 80% não chegaram a produzir plântulas para a geração seguinte. Das

plântulas produzidas, 5% a 80% falharam na sobrevivência até o estágio da maturidade. Como resultado, a densidade de plantas adultas de *Avena* nessas populações, raramente foi maior que 20 plantas/m², e geralmente foi menor que 15 plantas/m².

Novos dados levantados pelos autores em populações contendo as duas espécies de *Avena* e analisados através de um modelo proposto por SKELLAM (1951), indicaram que o estabelecimento diferencial das plântulas foi um importante fator na determinação da extensão e do modelo de co-habitação das duas espécies. Portanto, os estágios de semente e plântula são de fundamental importância na dinâmica populacional de *A. fatua* e *A. barbata*.

Em trabalho posterior, MARSHALL & JAIN (1970) procuraram obter dados comparativos sobre predação e dormência de sementes de *A. fatua* e *A. barbata* e suas implicações na dinâmica populacional dessas espécies. Observou-se que as espécies de *Avena* apresentam complexos modelos de variação na germinação, tanto entre como dentro de populações. As contagens das plântulas mortas devido à germinação precoce, sugeriram que a variação observada na germinação de sementes, vem a ser uma estratégia adaptativa da espécie, para evitar perdas de plântulas devido a chuvas esporádicas. Segundo os autores, essas relações entre sementes e plântulas parecem ocorrer também em *Trifolium*, *Bromus* e *Lolium* e são de fundamental importância na regulação de populações naturais desses gêneros.

Vários estudos têm demonstrado um efeito maternal indireto no tamanho da plântula, através do tamanho da semente (ACIKGOZ & RUMBAUGH, 1979; MARSHALL, 1986; STANTON, 1984; WULFF, 1986). Em um experimento com tabaco, VAN SANFORD & MATZINGER (1982) sugerem que a estabilidade do peso da plântula sobre diversos ambientes é consistente com um efeito maternal indireto, via tamanho da semente.

Efeitos do ambiente sobre a planta-mãe devem também ter uma significativa influência no fenótipo da plântula. Em *Plantago lanceolata*, a exposição da planta-mãe a diferentes níveis de CO₂ e diferentes regimes de temperatura afetaram o tamanho e a taxa de crescimento das plântulas. Porém, famílias diferiram na extensão e direção do desenvolvimento de plântulas afetadas por aqueles tratamentos (ALEXANDER & WULFF, 1985; WULFF & ALEXANDER, 1985). As relações entre tratamentos das plantas-mães e resposta da plântula não é sempre simples: em *Senecio vulgaris* os requerimentos nutricionais de plântulas não estão correlacionados com as condições nutricionais durante a maturação da semente, ou com o conteúdo nutricional da semente (FENNER, 1986).

O próprio desenvolvimento das plantas adultas de uma comunidade vegetal é um fator importante na alteração da abundância e natureza dos locais seguros. Sombreamento, cobertura morta, mudanças químicas no solo e a atividade de patógenos e predadores causam um "feedback" no desenvolvimento da vegetação, formando um "crivo ambiental", que determina quais e quantas sementes serão recrutadas para a

subsequente população de plântulas (SILVERTOWN, 1982).

2.6.3. População de plantas adultas

Uma população de plantas não é uma entidade estática, mas, ao contrário, apresenta-se em constante mudança, com um fluxo contínuo de entrada e saída de novos indivíduos (SILVERTOWN, 1982). Apesar deste fluxo de indivíduos observa-se que, muitas vezes, o tamanho da população permanece mais ou menos constante. No entanto, as taxas de nascimento e mortalidade dos indivíduos de uma população, que determinam o tamanho da mesma, estão sujeitas a alterações casuais, que muitas vezes podem ser drásticas. Ocorrendo um aumento drástico na taxa de mortalidade causada, por exemplo, por excessiva pressão animal ou por adversidades climáticas, a população de plantas correrá o risco de ser extinta.

O termo "self-thinning" tem sido usado para se referir à mortalidade dependente da densidade em populações de plantas, e o termo "alien-thinning" é usado quando a mortalidade é independente da densidade (HARPER *et alii*, 1962). Na prática, a mortalidade dependente e a independente da densidade não são facilmente separadas. Por exemplo, o risco de mortalidade para uma plântula atingida por uma gota de chuva ou por uma pedra ocorre, no caso, independente da densidade. Mas, se a plântula morre depois de atingida pela chuva ou pedra, esta mortalidade está relacionada ao tamanho

e vigor da plântula, que são características fortemente influenciadas pela densidade.

SOARES (1980), estudando populações naturais de *Stylosanthes* em áreas de pastagem, observou a ocorrência de uma densidade muito baixa de plântulas quando comparada com a de plantas adultas. Para a espécie *S. guianensis*, a densidade de plântulas foi cerca de 31% da densidade de plantas adultas e para a espécie *S. scabra* a proporção foi de 24%. Segundo o autor, esta baixa densidade provavelmente é resultante da pressão do gado que, alimentando-se daquelas espécies, reduzem a produção de inflorescências e/ou a maturação dos frutos já formados. O efeito do pisoteio constante do animal na pastagem também deve causar mortalidade de plântulas.

Segundo MacARTHUR & WILSON (1967), diferentes modelos de mortalidade podem influenciar a estrutura demográfica de uma população. De acordo com a teoria da seleção $-r$ e $-k$, proposta por aqueles autores, os indivíduos que alocam maior proporção de seus recursos para atividades reprodutivas (estrategistas $-r$) poderão ser favorecidos em ambientes com alta mortalidade, independente da densidade, enquanto que os indivíduos que alocam uma baixa fração de seus recursos para reprodução em favor de um maior desenvolvimento vegetativo (estrategistas $-k$), serão favorecidos em ambientes densos onde a maior parte da mortalidade é dependente da densidade.

Em populações naturais de *Trifolium hirtum* All., uma leguminosa forrageira nativa da região mediterrânea e introduzida na Califórnia, foi feito um estudo da variação genética utilizando quatro marcadores morfológicos e quatro sistemas aloenzimáticos (MARTINS, 1982). Observou-se que a maioria das populações são altamente polimórficas e têm frequências genotípicas bastante semelhantes, com notável exceção das populações originárias de ambientes marginais e distintamente estressados.

Para se avaliar o papel desse amplo polimorfismo genético na habilidade colonizadora de *T. hirtum*, foi feito um levantamento em treze locais da Califórnia, onde foram localizadas as colônias fundadoras de *T. hirtum* (MARTINS & JAIN, 1979). Foi determinada a distribuição da espécie em três áreas distantes: Marin, Glenn e El Dorado. Cinquenta colônias em Glenn e Marin e 35 em El Dorado foram estabelecidas ao longo de rodovias, pela semeadura de 200 sementes por colônia, em cerca de 10m². As sementes utilizadas incluíam uma série de 14 populações previamente escolhidas para quatro loci de marcadores morfológicos (sp, w, u, r; segundo JAIN, 1977) e quatro loci aloenzimáticos. As colônias fundadoras foram observadas na primavera de 1975 e 1976 quanto ao tamanho das populações e polimorfismos genéticos para os marcadores morfológicos. Dos dados levantados foram relacionados os seguintes resultados: (1) Somente uma pequena proporção de colônias se iniciaram em 1975; (2) Destas, três colônias desapareceram em 1976, mas as outras

se expandiram em número; (3) Sete novas colônias apareceram em 1976, resultantes da germinação de sementes dormentes; (4) A maioria das plântulas de 1975 alcançaram a maturidade e reprodução, ao passo que, durante a primavera excepcionalmente seca de 1976 houve mortalidade de plântulas em muitas colônias.

Testes estatísticos não detectaram diferenças significativas na porcentagem de colônias estabelecidas em 1975, com relação aos níveis de polimorfismo. Porém as sete colônias que se estabeleceram em 1976, oriundas de sementes dormentes, apresentaram níveis alto e médio de polimorfismo. Assim, as colônias que se estabeleceram em 1975 eram formadas predominantemente por indivíduos com as folhas superiores marcadas e com ausência de mancha rosa nos folíolos (genótipo UUspsp; segundo JAIN, 1977). Já as colônias que se estabeleceram em 1976 tinham indivíduos com a mancha rosa e folhas não marcadas (genótipo uuSpSp), predominantemente. Segundo MARTINS & JAIN (1979), este fato sugere claramente uma germinação diferencial dos dois genótipos, nos dois diferentes anos. Consequentemente, as colônias fundadas com amostras de sementes amplamente monomórficas, deverão ter menor taxa de estabelecimento do que amostras de sementes polimórficas.

Ainda trabalhando com populações de *T. hirtum* All., JAIN & MARTINS (1979) realizaram comparações entre populações estabelecidas ao longo de rodovias e populações no campo, com relação a características genéticas e demográ-

ficas. Colônias de rodovias mostraram uma maior quantidade de esforço reprodutivo, em termos de um maior número de inflorescências por planta e também cálices maiores, maior e mais estável densidade de plantas, menor sobrevivência de plântulas e florescimento precoce. O cálice foi mais hirsuto nas populações de rodovia e permaneceu aderido à semente, uma característica relacionada a maiores probabilidades de germinação na superfície do solo ou ao longo das rodovias; ao contrário das populações no campo, onde o pastoreio dos animais pode facilitar o enterramento das sementes no solo. Taxas de cruzamento foram ligeiramente maiores nas colônias de rodovia nas quais o polimorfismo genético de três loci marcadores apresentou níveis tão altos de variabilidade genética, quanto os das populações dos campos. Segundo os autores, o sucesso de colonização de *T. hirtum* parece ser amplamente determinado por poucas e rápidas mudanças morfológicas e pela retenção de alguma taxa de cruzamento e de variação genética. Tais análises conjuntas de características genéticas e demográficas de espécies colonizadoras são necessárias para avaliar várias hipóteses sobre as características da espécie colonizadora ideal.

2.6.4. Produção de sementes

Uma nova abordagem da capacidade reprodutiva das plantas sugere que a semente é muito mais que um simples meio de multiplicação. Alguns dos "compromissos" que estão

envolvidos na evolução da capacidade reprodutiva surgem justamente porque a semente desenvolve uma variedade de funções durante o ciclo de vida de uma planta. Algumas dessas funções são relacionadas por HARPER (1977):

- (1) A semente corresponde, normalmente, ao estágio do ciclo de vida da planta durante o qual ocorrem os processos de dispersão e colonização de novas áreas.
- (2) A semente é, muitas vezes, o órgão que persiste durante estações desfavoráveis e previsíveis (particularmente no caso de plantas anuais) e durante situações imprevisíveis, como uma queimada, por exemplo (particularmente para plantas perenes).
- (3) A semente normalmente contém uma reserva de alimento que fornece ao embrião uma temporária continuidade da sustentação materna, tanto antes da dispersão, como durante o período de pós-dispersão até o seu estabelecimento como uma plântula independente.
- (4) A semente é, normalmente, o estágio durante o qual recombinantes genéticos são liberados.

Estas quatro "funções" da semente (dispersão, perenidade, suprimento de alimento e exposição de variação genética) não são totalmente compatíveis entre si e nem mesmo com uma quinta função: multiplicação. Assim, a produção de sementes é, raras vezes, totalmente compatível com um vigoroso desenvolvimento vegetativo da planta, ainda que a adaptabilidade dependa tanto da sobrevivência da planta na

fase vegetativa como da habilidade da mesma para produção de sementes depois de sua sobrevivência. A planta deverá, então, adaptar-se entre as estratégias de produzir poucas sementes e alcançar a maturidade, ou produzir um grande número de sementes, mas falhar na luta pela sobrevivência quando em competição com vizinhos mais vigorosos, em ambientes de limitados recursos. Dentro desta concepção, a produção de sementes deve ser interpretada como uma alternativa adaptativa para a planta que não destinou maiores quantidades de energia para estruturas vegetativas.

Segundo MacARTHUR & WILSON (1967), organismos que se encontram em ambientes instáveis, submetidos a altas taxas de mortalidade independente da densidade populacional, tendem a direcionar mais energia às atividades de reprodução, caracterizando estrategistas do tipo-r. Inversamente, organismos que ocorrem em ambientes estáveis, com taxas de mortalidade dependentes da densidade populacional, tendem a direcionar mais energia às atividades de crescimento e manutenção, maximizando a capacidade competitiva, caracterizando estrategistas do tipo-k.

Para espécies de leguminosas forrageiras, vários trabalhos já foram realizados com o objetivo de avaliar o esforço reprodutivo, tanto entre como dentro de populações naturais. Dentre estes trabalhos, pode ser citado o realizado por OLIVEIRA (1979) que trabalhou com oito populações de *Desmodium uncinatum* (Jacq.) D.C. e dez populações de *D. intortum* (Mill) Urb., de diferentes procedências. O número

médio de sementes/fruto foi bastante semelhante nas duas espécies. No entanto, as sementes de *D. uncinatum* foram bem maiores, e esta é uma característica que pode favorecer o estabelecimento desta espécie em pastagens.

Os dados obtidos por OLIVEIRA (1979), indicam que há diferenças entre as duas espécies, bem como entre populações dentro de cada espécie, quanto à estratégia adaptativa, ou seja, quanto à alocação diferencial de energia para caracteres vegetativos ou reprodutivos. Como já citado anteriormente, a variabilidade apresentada indica a possibilidade de seleção para ecotipos mais adaptados a diferentes condições ambientais. A autora cita ainda, a possibilidade de cruzamentos entre as duas espécies, a fim de reunir em um só material, os caracteres mais adaptativos e/ou mais vantajosos agronomicamente, de ambas as espécies.

Outro trabalho avaliando a produção de sementes e outros caracteres do gênero *Desmodium* foi realizado por VEASEY (1987). Foram utilizadas populações naturais das espécies: *D. barbatum*, *D. discolor*, *D. incanum* e *D. tortuosum*. Além da produção de sementes, foram feitas observações dos seguintes caracteres: número de artículos por lomento, comprimento médio do lomento, comprimento médio do artículo, largura média do artículo, comprimento médio do pedúnculo, peso médio das sementes e coloração das sementes.

Com os dados obtidos, foram feitos cálculos dos coeficientes de variação genética e de herdabilidade para todos os caracteres avaliados. VEASEY (1987) concluiu

que há possibilidade de se selecionar materiais dessas espécies de *Desmodium* para sementes mais pesadas e, portanto, de maior tamanho. Na natureza, esta seleção agiria no sentido de obter sementes maiores ou menores, conforme as condições ambientais, visto que, sementes maiores implicam em maiores reservas de nutrientes, portanto, maior vigor das plântulas (ROTAR & URATA, 1966; CHOW, 1972; IMRIE, 1972; WULFF, 1986).

A espécie *Centrosema pubescens* Benth., leguminosa forrageira, também foi avaliada para os seguintes caracteres: número de vagens produzidas/planta, comprimento da ramificação primária, comprimento médio dos internódios, número de ramificações primárias, peso da matéria seca e peso da matéria verde (MONTEIRO, 1980). Foram avaliadas 21 populações de diferentes origens.

Houve grande variabilidade genética dentro dessa espécie e, dentre as 21 populações avaliadas, sete se mostraram mais promissoras, uma vez que apresentaram, simultaneamente, bom desenvolvimento vegetativo e satisfatória produção de vagens.

A produção de sementes e caracteres como comprimento do ramo principal, número de ramificações secundárias, entre outros, foram avaliados em sete variedades comerciais e uma população nativa de Quixeramobim (CE) da espécie *Stylosanthes humilis* HBK (BARRIGA, 1979). Foi também determinada a distribuição fracionária de energia para as estruturas vegetativas e reprodutivas. BARRIGA (1979) concluiu que o padrão de distribuição fracionária de energia se

apresenta, para a espécie *S. humilis*, diretamente relacionado à precocidade, pois as populações precoces se caracterizaram por apresentar maior esforço reprodutivo, quando comparadas com as populações tardias.

Outra espécie do gênero *Stylosanthes* — *S. guianensis* (Aubl.) Sw., perene,— foi avaliada com relação à distribuição fracionária de energia (SOARES, 1980). As populações avaliadas compreendiam cultivares, populações invasoras de margens de rodovia e populações naturais estabelecidas em pastagens do exterior ou do Brasil. Observou-se que as populações oriundas de ambientes instáveis (margens de rodovias), apresentaram maior esforço reprodutivo do que as populações de habitats mais maduros. Este fato está de acordo com os princípios da teoria de seleção- r e $-k$, proposta por MacARTHUR & WILSON (1967) e com os resultados obtidos por GADGIL & SOLBRIG (1972); ABRAHAMSON & GADGIL (1973); ABRAHAMSON (1979); JAIN & MARTINS (1979), que demonstraram a tendência de uma diminuição no esforço reprodutivo com o aumento da maturidade do habitat.

REIS (1984) avaliou a alocação diferencial de energia nas seguintes espécies e variedades de *Stylosanthes*, nativas do Brasil: *S. debilis*, *S. scabra*, *S. hamata*, *S. humilis*, *S. leiocarpa*, *S. viscosa*, *S. guianensis* var. *canescens* e *S. guianensis* var. *microcephala*. As populações utilizadas eram provenientes de diferentes localidades dos Estados de São Paulo, Minas Gerais e Ceará. Observou-se que as espécies *S. guianensis* var. *canescens*, *S. guianensis* var.

microcephala e *S. viscosa* alocaram mais energia para estruturas vegetativas, comportando-se tipicamente como estrategistas-k, em relação às demais espécies que se caracterizaram mais como estrategistas-r.

O autor avaliou também a produção de sementes nas espécies e variedades de *Stylosanthes* estudadas. As espécies *S. debilis*, *S. scabra*, *S. hamata* e *S. leiocarpa* foram mais precoces, isto é, iniciaram a produção de sementes em março ou abril, e apresentaram o pico de máxima produção de sementes apicais no mês de maio. Já as espécies *S. humilis* e *S. viscosa* apresentaram aquele pico em junho e julho, respectivamente. Também para as espécies *S. guianensis* var. *canescens* e *S. guianensis* var. *microcephala*, o número máximo de sementes produzidas ocorreu em julho e junho, respectivamente. Para a maioria das espécies cujos frutos apresentaram os dois artículos férteis (apical e basal), o máximo de sementes basais produzidas ocorreu por ocasião do corte da planta. Segundo o autor, a época diferencial de produção de sementes dos dois artículos, como decorrência do dimorfismo do lomento, vem a ser uma estratégia adaptativa que amplia o período de dispersão das sementes.

Trabalhando com três populações de *Stylosanthes angustifolia* Vog., provenientes da Ilha do Marajó (PA), VIEIRA (1987) avaliou a produção de sementes e a distribuição fracionária de energia para essa espécie de leguminosa. O início da produção de sementes apicais, para as três populações, ocorreu entre abril e maio e o pico de

máxima produção ocorreu em outubro. Já para as sementes basais, o início de produção ocorreu entre maio e junho e o pico de máxima produção ocorreu por ocasião do corte da planta, em novembro. Segundo a autora, essa diferenciação nas épocas de produção dos diferentes artículos, está relacionada ao dimorfismo do lomento. Assim, os artículos apicais, facilmente desprendidos da planta, caem mais cedo, logo após a maturação, enquanto que os basais ficam aderidos às brácteas florais e só caem quando estas secam, o que acontece no final do ciclo reprodutivo. Este mecanismo garante a dispersão das sementes por um maior período de tempo, além de promover uma diferenciação na germinação e estabelecimento das sementes basais e apicais. Este fato, em condições naturais, evita a competição entre plantas e também evita que as plantas sejam atingidas pelas mesmas alterações climáticas, o que aumenta as chances de sobrevivência da população.

De todos os dados citados sobre produção de sementes e alocação diferencial de energia, parece ficar claro que, as estratégias de reprodução, assim como as de desenvolvimento vegetativo, devem ser interpretadas como diferentes e opostas adaptações específicas. No entanto, ambas as estratégias estão relacionadas a um "objetivo comum" que visa maximizar a adaptação do indivíduo na comunidade e no habitat como um todo.

2.7. Eletroforese

A técnica de gel-eletroforese passou a ser amplamente utilizada como um instrumento de análise, a partir de 1966. Sua principal utilização está na detecção da variabilidade genética existente em populações naturais. Diversos trabalhos ilustram a utilidade desta técnica no melhoramento de plantas e em outras áreas aplicadas, bem como em estudos mais básicos de genética e desenvolvimento biológico (TANKSLEY & ORTON, 1983; SIMPSON & WITHERS, 1986).

Como se sabe, as proteínas enzimáticas ou estruturais, são produtos quase diretos dos genes. Portanto, se constituem em moléculas informativas da constituição genética dos organismos. Dentre as diversas técnicas conhecidas para a análise de proteínas, a técnica de gel-eletroforese tem se mostrado a mais eficiente e precisa para o estudo de variabilidade entre e dentro de populações naturais (SMITHIES, 1955; HUNTER & MARKERT, 1957). Através desta técnica, as diferentes proteínas de um organismo podem ser separadas por apresentarem migrações relativas diferentes, refletindo diferenças de carga elétrica na superfície das macromoléculas ou diferenças no tamanho e forma das proteínas.

O termo isozima (sinônimo de isoenzima) se refere às múltiplas formas moleculares de uma enzima, derivadas de um tecido de um único organismo, que participam de uma atividade catalítica. O estudo das isoenzimas, ganhou

novo e amplo interesse a partir do desenvolvimento da técnica de eletroforese e da elaboração dos zimogramas como método de análise (SHAW, 1965). A análise de isoenzimas pode contribuir com informações genéticas mais diretas, identificando marcadores que podem ser utilizados para a caracterização de diferentes genótipos; identificando interações alélicas dentro de um gene, interações gênicas entre loci e também, influências ambientais na diversidade encontrada entre as populações. Outras informações possíveis de serem obtidas por essa técnica são citadas por HUBBY & LEWONTIN (1966): detecção de diferenças fenotípicas causadas por substituições alélicas de um único loco de cada indivíduo; distinção entre a substituição alélica de um determinado loco e da substituição em outros locos; obtenção de estimativas da proporção de locus que mostram variação, e dos locos invariáveis, numa população; realização de estudos de sistemática moderna e evolução de taxons baseando-se na análise de diferenças genéticas individuais.

A análise de isoenzimas pode fornecer dados relativos às relações genéticas que ocorrem entre e dentro da populações naturais. O nível de diversidade genética que ocorrem entre e dentro de coleções de um banco de genes também pode ser avaliado através da eletroforese, o que torna mais prática e dinâmica a manutenção do mesmo.

Uma vez que as sequências de aminoácidos de proteínas são determinadas pelas sequências de nucleotídeos do código estrutural do loci gênico, a análise de uma estru-

tura protéica usando eletroforese é, no final, a análise de um gene. Mutações gênicas que causam substituição, deleção ou adição de aminoácidos dentro da estrutura de uma enzima podem ser detectadas se estas mudanças afetarem a migração eletroforética. Modelos de bandas de aloenzimas (enzimas cujos polipeptídeos são codificados por diferentes alelos num único locus) são, normalmente controlados por alelos codominantes e herdados de acordo com as regras mendelianas (SCANDALIOS, 1969).

A principal vantagem do método de eletroforese sobre outros métodos convencionais, é a rapidez com que as análises podem ser conduzidas com um grande número de plantas individuais, muitas vezes utilizando-se apenas de sementes ou plântulas, sem a necessidade de experimentos no campo. Amostras de clones, linhas puras e cultivares podem ser melhor identificadas através desse método. Possíveis cruzamentos naturais entre espécies predominantemente de autofecundação também são detectados pela eletroforese (NIELSEN, 1980).

Em programas de melhoramento, a técnica de eletroforese tem se associado às recentes técnicas de cultura de tecidos, ampliando as possibilidades nessa área. Em *Citrus*, plântulas zigóticas e nucelares foram facilmente distinguidas através da eletroforese (IGLESIAS *et alii*, 1974; TORRES *et alii*, 1978), e também híbridos somáticos, produtos da fusão de protoplastos, puderam ser identificados. Outra aplicação da técnica em culturas *in vitro* é a

detecção de plantas derivadas de polén e dos duplos haplóides de culturas de anteras. Indivíduos polissômicos e poliplóides também podem ser identificados pela mesma técnica.

A obtenção de padrões de isoenzimas de coletas em diferentes regiões geográficas tem contribuído para o estudo da distribuição geográfica da variabilidade genética encontrada em populações naturais (ASHRI, 1971; FROST, 1975; RICK & FOBES, 1975; BROWN, 1978).

NAKAGAHARA (1978) analisou a atividade da isoenzima esterase em diferentes variedades de arroz, coletadas em diversas regiões geográficas. Os resultados indicaram que a isoenzima esterase, em variedades de arroz, é controlada por 7 alelos e 3 loci gênicos. Houve diferenças nas porcentagens dos tipos de bandas da esterase, entre as coletas provenientes das diversas áreas. Este fato indica a presença de clines geográficos que são caracterizados pelas frequências dos alelos da esterase.

A similaridade genética entre 15 diferentes espécies de *Avena* foi analisada através da variação aloenzimática (JAIN & SINGH, 1979). Os resultados revelaram que as relações genômicas postuladas pelos estudos citogenéticos e morfo-ecológicos em *Avena* podem ser totalmente confirmadas pela variação aloenzimática. Os autores enfatizaram a necessidade de novos estudos sobre as variações inter e intra-específicas para *Avena*, que podem ser realizados através de análises genéticas dos padrões eletroforéticos das espécies.

Estudando diferentes tipos de amarantos (*Amaranthus* spp.) cultivados na Índia, JAIN *et alii* (1980) realizaram um ensaio para analisar a variação aloenzimática entre aqueles tipos. Os loci de esterase mostraram polimorfismo, porém loci de outros sistemas enzimáticos (ADH, LAP, ACPH e GOT) mostraram monomorfismo para quase todas as populações. Os autores consideram que introduções relativamente recentes e rápida expansão de amarantos na Índia, aparentemente conservaram o monomorfismo das populações, a despeito da seleção natural e humana para uma diversidade morfológica. Estas considerações têm respaldo nas teorias de migração e diferenciação racial em espécies cultivadas.

Em *Stylosanthes scabra* CPI 40205 foi observada a ocorrência de polimorfismo para o sistema enzimático ADH (STACE, 1982). *S. scabra* ($2n = 40$) é uma espécie que tem sido avaliada para introduções de pastagens. A população polimórfica contém heterozigotos fixados (típicos para espécies), heterozigotos "simplex" e homozigotos lentos. A origem desse polimorfismo ainda não está esclarecida, mas sugere-se que um evento (possivelmente alguma forma de hibridação) durante a fase de multiplicação da semente, provoca a quebra de um pareamento, o qual presume-se que seja a base do heterozigoto estabilizado.

MARTINS E JAIN (1980), aplicando a técnica de gel-eletroforese de amido, avaliaram sete sistemas enzimáticos em populações naturais de *Trifolium hirtum* introduzidas há muitos anos na Califórnia. Os autores encontraram signi-

ficativa divergência genética para polimorfismos morfológicos e aloenzimáticos, bem como para características quantitativas. A maioria das mudanças genéticas, tanto para marcadores morfológicos como aloenzimáticos, foi detectada mais em frequências alélicas do que na ocorrência de muitos alelos únicos. Algumas variedades de *T. hirtum* também foram avaliadas e estas foram mais homozigotas do que as populações naturais, embora, também apresentassem grande diversidade genética. Segundo os autores, o processo de colonização dos campos da Califórnia tem produzido rápidas mudanças microevolucionárias, não devido ao isolamento ou deriva genética, mas provavelmente devido às forças seletivas locais.

A técnica de gel-eletroforese tem sido amplamente utilizada em trabalhos com diversos grupos e famílias botânicas e inúmeras espécies vegetais, tanto cultivadas como não-domesticadas, tornando-se uma prática corriqueira em pesquisas genéticas, ecológicas e de melhoramento. Alguns exemplos de aplicação dessa técnica serão citados a seguir.

Espécies cultivadas de gramíneas têm sido amplamente estudadas através da técnica de eletroforese. Em arroz (*Oryza sativa* L.), além do trabalho já citado de NAKAGAHRA (1978), têm-se os trabalhos de PENG *et alii* (1988) e OLIVEIRA (1988), ambos empregando aquela técnica para avaliar níveis de heterose. Estudos conduzidos na China por PENG *et alii* (1988) indicaram uma associação da heterose em arroz com certos modelos isoenzimáticos de esterase e peroxidase.

Modelos isoenzimáticos foram avaliados em diferentes cultivares de trigo (*Triticum aestivum* L.) de inverno da América do Norte (KOEBSNER, 1987). Estudos da herança genética das variações observadas também foram realizados.

Relações filogenéticas entre diferentes raças de milho (*Zea mays* L.) foram estudadas através de análises cariológicas e isoenzimáticas (BRETTEING *et alii*, 1987). Os dados obtidos indicaram que as raças do oeste indiano formam um grupo supraracial distinto com afinidades para as raças do Caribe, da América do Sul e da América Central.

PAO & MORGAN (1988) avaliaram as alterações no sistema isoenzimático peroxidase em dois genótipos de *Sorghum bicolor* de diferentes períodos de maturidade. A partir dos dados obtidos, os autores concluíram que esse sistema isoenzimático deve ter importante papel no processo de regulação dos níveis de ácido indol-acético (IAA), que é responsável pela maturação dos frutos. Aquele sistema deve influir também nos processos de transição dos estágios vegetativos para os reprodutivos.

Estudos da herança genética das variações isoenzimáticas, de vários sistemas, foram realizados em soja (RENNIE *et alii*, 1987; GRIFFIN & PALMER, 1987). Foram observadas variações na mobilidade das bandas de todos os sistemas isoenzimáticos avaliados. Os autores salientam que uma compreensão da base genética dessas variações, poderá permitir o uso das mesmas como marcadores em trabalhos de genética e melhoramento de soja.

O método de análise eletroforética tem sido também bastante utilizado em trabalhos com espécies de leguminosas forrageiras, como demonstram os trabalhos de MARTINS & JAIN (1980), com *Trifolium hirtum* e STACE (1982), com *Stylosanthes scabra*. HUSSAIN *et alii* (1987) aplicaram a técnica de eletroforese com gel de poliacrilamida para identificar cultivares da espécie de leguminosa forrageira *Desmodium ovalifolium* Guill et Perr. A técnica empregada foi bastante satisfatória e permitiu uma eficiente discriminação das cultivares, sendo, portanto, de grande utilidade em programas de melhoramento genético.

MARCON (1988) trabalhou com 25 populações naturais de *Stylosanthes humilis* H.B.K., provenientes de três regiões ecogeográficas do Estado de Pernambuco. Através da técnica de eletroforese foram determinados vinte locos isoenzimáticos, sendo quinze polimórficos, pertencentes aos sistemas catalase, esterase, leucina aminopeptidase, malato desidrogenase e peroxidase. O autor avaliou também a relação entre os padrões de variabilidade aloenzimática e a ação da seleção natural nas diferentes condições ecogeográficas de origem de cada população. Foi ainda, determinada a taxa de cruzamento natural em *S. humilis*. A partir dos resultados obtidos MARCON (1988) elaborou as seguintes conclusões: (1) O polimorfismo isoenzimático nas populações naturais de *S. humilis* é função da variação ambiental; (2) Populações da região do Agreste apresentaram maior variabilidade em todos os níveis genéticos estudados como, frequências alélicas,

proporção de locos polimórficos, número médio de alelos por loco e diversidade gênica; (3) As condições ecogeográficas extremas das regiões da Mata e do Sertão são refletidas por dois padrões de variabilidade uniformes e distintos; (4) As populações da região da Mata apresentam uma distribuição marginal, cujo estreitamento da variabilidade deve ter sido ocasionado pelo efeito do fundador, levando à deriva genética; (5) As taxas de cruzamento em *S. humilis* de cada região ecogeográfica são proporcionais aos valores da variabilidade e inversamente proporcionais a divergência genética; (6) Existe uma relação negativa entre a variabilidade expressa pelo polimorfismo e diversidade gênicos e a precipitação pluvio- métrica anual, justificando a alta adaptação de *S. humilis* às condições semi-áridas; (7) A produtividade forrageira de *S. humilis* é positivamente correlacionada à quantidade de informação genética expressa pela proporção de alelos diferentes e pela heterozigosidade.

Todos esses trabalhos já realizados e outros em andamento confirmam a extensa aplicação e a grande importância da técnica de eletroforese em pesquisas genéticas, ecológicas, evolucionárias e de melhoramento. No entanto, apesar de ser um método de análise muito preciso, a eletroforese tem limitações. Migrações eletroforéticas são decorrentes, principalmente, de diferenças, na carga elétrica das proteínas. A proteína pode ter sua carga alterada quando um de seus aminoácidos é substituído por outro de carga diferente. Como, dos 20 aminoácidos existentes, 15 são

neutros, somente cinco possuem carga. Portanto, estima-se que apenas 25% a 27% dos casos de substituição de aminoácidos podem ser detectados por eletroforese (SHAW, 1965; MARSHALL & BROWN, 1975). Esta limitação é, de certa forma, contornada considerando-se que não somente a carga, mas também alterações na forma e no tamanho da molécula causam alterações no comportamento eletroforético.

As limitações encontradas na técnica de análise de isoenzimas não diminuem sua importância e amplitude de utilização nas diversas áreas da genética. O poder da técnica de eletroforese se estende para além da identificação de genótipos. Esta técnica tem sido reconhecida como um dos melhores métodos ultimamente disponíveis para se realizar avaliações genéticas ao nível do DNA, sem interferência de efeitos ambientais e com um elevado número de amostras.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Material

O material utilizado no presente trabalho se constituiu de populações naturais das espécies *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw., *S. scabra* Vog e *S. viscosa* Sw. Essas espécies de leguminosas forrageiras ocorrem como plantas invasoras de pastagens e áreas alteradas. As três espécies são perenes. O número básico de cromossomos do gênero *Stylosanthes* é $x = 10$ (STACE, 1984). As espécies *S. guianensis* e *S. viscosa* são diplóides ($2n = 20$ cromossomos); e a espécie *S. scabra* é tetraplóide com $2n = 40$ cromossomos (BATTISTIN, 1981; BATTISTIN & MARTINS, 1987).

3.2. Métodos

3.2.1. Determinação da variação temporal no padrão de distribuição espacial das três espécies de *Stylosanthes*.

Com o objetivo de avaliar a variação temporal no padrão de distribuição espacial das três espécies de *Sty-*

losanthes estudadas (*S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa*), foram realizados dois levantamentos (em 1980 e em 1983), em duas áreas de pastagem, nas regiões, de Piracicaba (SP) e São Pedro (SP). Nessas regiões, as três espécies de *Stylosanthes* estudadas ocorrem como plantas invasoras ou colonizadoras. Os levantamentos da distribuição espacial foram realizados segundo o método de isonomas proposto por Ashby & Pidgeon (1942), descrito em KERSHAW (1973).

No primeiro levantamento, realizado em 1980, conforme o método de isonomas, as áreas amostradas de 100m² (10m x 10m) foram divididas em 400 pequenos quadrados de 0,5m x 0,5m (0,25m²), através de estacas de madeira colocadas ao redor da área. Os quadrados foram delimitados com barbante de modo a permitir a localização precisa das plantas em cada quadrado separadamente. A posição de cada planta foi marcada em papel milimetrado, identificando-se, também, as diferentes espécies de *Stylosanthes*. Após o levantamento, o barbante foi retirado, mas as estacas foram mantidas no terreno na mesma posição original. Portanto, o segundo levantamento, realizado em 1983, foi feito exatamente nas mesmas áreas demarcadas em 1980. O procedimento para este segundo levantamento foi o mesmo do primeiro, ou seja, seguiu-se o método de isonomas.

Para avaliar se as espécies de *Stylosanthes* estavam ocorrendo de forma associada ou não nas duas áreas amostradas, foi realizado o teste χ^2 , através da tabela de contingência, com os dados obtidos dos levantamentos.

3.2.2. Determinação das relações de vizinhança entre as três espécies de *Stylosanthes*, em comunidades naturais

Para se determinar as relações de vizinhança entre as três espécies de *Stylosanthes* estudadas (*S. guianensis*, *S. scabra*, *S. viscosa*), foram realizados levantamentos em dez comunidades naturais, onde as três espécies ocorrem como plantas invasoras ou colonizadoras. Em duas dessas comunidades, localizadas na região de Piracicaba (Fazenda São Francisco) e na região de São Pedro (Fazenda Santa Maria), foram realizados levantamentos em duas épocas diferentes, ou seja, em 1980 e em 1983. Na Tabela 3 tem-se a localização das dez comunidades amostradas.

Os levantamentos foram realizados através do método de isonomas (descrito no item 3.2.1), e as plantas de *Stylosanthes* foram mapeadas em papel milimetrado, onde foram registradas as posições de cada planta e as distâncias entre elas. A partir dos mapas de distribuição das plantas de *Stylosanthes*, as relações de vizinhança entre as mesmas foram determinadas através da metodologia proposta por PIELOU (1961). Como se estava trabalhando com três diferentes espécies de *Stylosanthes*, foram obtidos nove tipos de pares de vizinhos mais próximos (GG, GS, GV, SS, SG, SV, VV, VG, VS), onde as letras G, S e V, representam, respectivamente, as espécies *S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa*, e em cada par, a primeira letra indica a espécie da planta considerada

como planta-base e a segunda letra, indica a espécie de seu vizinho mais próximo, considerando-se a menor distância entre as duas plantas.

De acordo com PIELOU (1961), as frequências observadas de cada par de vizinhos mais próximos são indicadas por: f_{GG} , f_{GS} , f_{GV} , f_{SS} , f_{SG} , f_{SV} , f_{VV} , f_{VG} , f_{VS} . E as frequências observadas de cada espécie são obtidas através das seguintes somatórias: $f_G = f_{GG} + f_{GS} + f_{GV}$; $f_S = f_{SS} + f_{SG} + f_{SV}$; $f_V = f_{VV} + f_{VG} + f_{VS}$.

As frequências esperadas para cada espécie de *Stylosanthes*, presente nas comunidades amostradas, foram calculadas, inicialmente, a partir da hipótese de isopletia, isto é, de igualdade na representação de plantas de *S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa*, ou seja, 1/3G: 1/3S: 1/3V. As proporções esperadas e observadas foram comparadas pelo teste G (descrito em SOKAL & ROHLF, 1969), sugeridos por MEAGHER & BURDICK (1980), utilizando-se a seguinte fórmula:

$$G = 2 \left[\sum_i^a f_i \ln f_i - (2,30259) \sum_i^a f_i \log \hat{f}_i \right],$$

onde:

f_i = frequência observada de cada espécie de *Stylosanthes*;

$\hat{f}_i$ = frequência esperada de cada espécie de *Stylosanthes*, baseada na hipótese de isopletia.

O número de graus de liberdade é igual a $n-1$, sendo n o número de classes comparadas (SOKAL & ROHLF, 1969).

Em seguida, foram calculadas as frequências esperadas de cada tipo de par de vizinhos mais próximos, baseando-se na condição de anisopletia, isto é, de desigualdade na representação de cada espécie de *Stylosanthes*, apresentada pelas comunidade amostradas. Essas frequências esperadas foram calculadas através das seguintes fórmulas:

$$\begin{aligned} f_{GG} &= (f_G)^2 \cdot N ; & f_{GS} &= (f_G \cdot f_S) \cdot N ; & f_{GV} &= (f_G \cdot f_V) \cdot N ; \\ f_{SS} &= (f_S)^2 \cdot N ; & f_{SG} &= (f_S \cdot f_G) \cdot N ; & f_{SV} &= (f_S \cdot f_V) \cdot N ; \\ f_{VV} &= (f_V)^2 \cdot N ; & f_{VG} &= (f_V \cdot f_G) \cdot N ; & f_{VS} &= (f_V \cdot f_S) \cdot N ; \end{aligned}$$

onde N = total de plantas de *Stylosanthes* em cada comunidade amostrada.

Para essas condições de anisopletia, aplicou-se o teste $G(R \times C$ de independência), segundo o esquema descrito em SOKAL & ROHLF (1969):

- 1) Soma das frequências transformadas que constituem o corpo da tabela de contingência:

$$\sum_{i=1}^b \sum_{j=1}^a f_{ij} \ln f_{ij};$$

- 2) Soma das frequências transformadas que constituem os totais das linhas:

$$\sum_{i=1}^b \left(\sum_{j=1}^a f_{ij} \right) \ln \left(\sum_{j=1}^a f_{ij} \right);$$

3) Soma dos totais transformados das colunas:

$$\sum_{i=1}^a (\sum_{j=1}^b f_{ij}) \ln (\sum_{j=1}^b f_{ij});$$

4) Total geral transformado: $n \ln n$;

$$5) G = 2 \left\{ \begin{array}{l} \text{quantidade 1} - \text{quantidade 2} - \text{quantidade 3} + \\ \text{quantidade 4} \end{array} \right\}$$

Os valores de G foram comparados com os valores de distribuição de χ^2 com $(a-1).(b-1)$ graus de liberdade, onde a = número de colunas, e b = número de fileiras. Quando o valor de G é maior que o valor de χ^2 da tabela, considera-se o valor de G significativo e rejeita-se a hipótese de nulidade, que é a de igualdade das frequências observadas e esperadas ou, que a formação de pares (relações de vizinho mais próximo) na população é independente ou casual.

Para cada comunidade amostrada, foi calculado o número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o primeiro, segundo e terceiro vizinho mais próximo, das três espécies de plantas-bases.

Foram também calculados os coeficientes de segregação (S) para os primeiro, segundo e terceiro vizinhos mais próximos nas comunidades amostradas, segundo a fórmula proposta por PIELOU (1961):

$$S = 1 - \frac{n^{\circ} \text{ observado } GS + GV + SG + SV + VG + VS}{n^{\circ} \text{ esperado } GS + GV + SG + SV + VG + VS}$$

Segundo PIELOU (1961), em uma comunidade não segregada S será igual a zero. Em uma comunidade completamente segregada, S será igual a um. Se houver maior afinidade entre formas alternativas, S será negativo.

3.2.3. Determinação do tipo de dispersão das três espécies de *Stylosanthes* em comunidades naturais

Para se determinar o tipo de dispersão das espécies *S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa* nas dez comunidades amostradas (Tabela 3), foi aplicado o índice de dispersão proposto por Morisita (1959), descrito em BROWER & ZAR (1984). O índice de dispersão de Morisita (Id) é calculado através da seguinte fórmula:

$$Id = n \left[\frac{\sum X^2 - N}{N(N - 1)} \right]$$

onde:

n = número de amostras ou parcelas;

N = número total de indivíduos contidos em todas as n amostras;

$\sum X^2$ = o quadrado do número de indivíduos por amostra, somado para todas as amostras.

Segundo Morisita (1959), descrito em BROWER & ZAR (1984), quando a dispersão dos indivíduos de uma espécie é ao acaso, o valor de I_d será igual a um. Se a dispersão é perfeitamente uniforme, I_d será igual a zero. E se a dispersão é maximamente agregada, I_d será igual a n (número de amostras ou parcelas). Os valores dos índices de dispersão (I_d) são comparados com os valores de χ^2 calculados através da seguinte fórmula:

$$\chi^2 = \frac{n (\sum X^2)}{N} - N$$

onde n , N e $\sum X^2$ são os mesmos da fórmula de I_d . Este valor de χ^2 calculado é, por sua vez, comparado com os valores críticos de χ^2 (Tabela 1B.3, pag. 15 de BROWER & ZAR (1984), com $n - 1$ graus de liberdade.

Nas dez comunidades naturais estudadas foram amostradas 400 parcelas ($n = 400$).

3.2.4. Avaliação da dinâmica populacional das três espécies de *Stylosanthes* em condições naturais de pastagem

Com o objetivo de avaliar a dinâmica populacional das três espécies de *Stylosanthes* estudadas no presente trabalho (*S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa*), foram realizados levantamentos dos quatro estádios que, segundo HARPER & WHITE (1970), compõem o modelo de dinâmica populacional de espécies vegetais, ou seja: (1) banco de semen-

tes; (2) população de plântulas; (3) população de plantas adultas e (4) população de sementes produzidas. Todas essas fases foram avaliadas nas duas áreas de pastagem das regiões de Piracicaba e São Pedro, (comunidade 1 e comunidade 4), que foram também estudadas quanto ao padrão de distribuição espacial das três espécies de *Stylosanthes* (item 3.2.1).

Nos itens seguintes tem-se a descrição da metodologia utilizada na avaliação dos quatro estádios citados.

3.2.4.1. Avaliação do banco de sementes

A avaliação do banco de sementes foi realizada em 1983, em duas áreas de pastagem das regiões de Piracicaba (comunidade 1) e São Pedro (comunidade 4). Dentro de cada área previamente demarcada foram realizadas, ao acaso, coletas de amostras de solo, utilizando-se um amostrador de metal com capacidade de 125 cm³ (com dimensões de 5cm x 5cm x 5cm). Na área de pastagem de Piracicaba foram coletadas 50 amostras de solo e na área de pastagem de São Pedro, 105 amostras.

As amostras foram guardadas, separadamente, em saquinhos plásticos. Em seguida, as amostras foram peneiradas individualmente e as sementes encontradas foram separadas em dois grupos: um grupo de sementes de espécies de *Stylosanthes* e um grupo de outras sementes. Foram consideradas como "outras sementes" todas as demais, que compreendiam

sementes de gramíneas, de outras leguminosas forrageiras e de espécies invasoras de pastagem.

Para cada amostra foi determinado o número de sementes de *Stylosanthes* e o número de outras sementes. Foram realizados cálculos da média, desvio padrão, coeficiente de variação, amplitude de variação, densidade e do índice de dispersão de Morisita (I_d), tanto para sementes de *Stylosanthes*, como para outras sementes, nas duas áreas amostradas.

3.2.4.1.1. Avaliação da porcentagem de germinação e de dormência em sementes de *Stylosanthes* encontradas nas amostras do banco de sementes

Para a avaliação da porcentagem de germinação e de dormência em sementes de *Stylosanthes* encontradas nas amostras do banco de sementes, foram realizados ensaios de germinação, no laboratório de Genética Ecológica do Instituto de Genética (ESALQ-USP). Foram utilizadas as sementes encontradas nas amostras coletadas nas áreas de pastagem de Piracicaba e São Pedro.

Para a região de Piracicaba, (comunidade 1), montou-se um ensaio de duas repetições, com quinze sementes de *Stylosanthes* em cada repetição. Para a região de São Pedro, (comunidade 4), o ensaio constou de quatro repetições com 38 sementes de *Stylosanthes* em cada repetição. Ambos os

ensaios foram delineados segundo um experimento inteiramente casualizado.

As sementes utilizadas nos ensaios não sofreram nenhuma escarificação e foram tratadas com o fungicida em pó "Arasan". Na montagem dos ensaios, as sementes foram colocadas em caixas de germinação de plástico, previamente desinfetadas com álcool, sobre papel de filtro umidecido com água destilada. As caixas foram colocadas num germinador modelo FANEM, em ausência de luz e a temperatura constante de 25°C.

Durante quinze dias foram realizadas, de 24 em 24 horas, contagem e remoção das sementes germinadas. Por ocasião da contagem, o papel de filtro era, quando necessário, reumidecido com água destilada para que as sementes tivessem sempre a umidade necessária à germinação. Foram consideradas germinadas as sementes que apresentaram a radícula exposta e as duas folhas cotiledonares já exibidas.

Com os dados obtidos dos ensaios, foram calculadas as porcentagens de germinação e de dormência (expressa em porcentagem de sementes duras) para as duas regiões estudadas.

As sementes duras, ou seja, as sementes que não germinaram nesses ensaios, foram utilizadas em novos ensaios de germinação, realizados com o objetivo de se avaliar o poder germinativo dessas sementes de *Stylosanthes*. Para estes novos ensaios, as sementes duras foram escarificadas mecanicamente: com o auxílio de uma pinça, rompeu-se uma

pequena parte do tegumento das sementes.

Os ensaios foram realizados também no laboratório de Genética Ecológica do Instituto de Genética (ESALQ-USP) e delineados segundo um experimento inteiramente casualizado, contendo o mesmo número de repetições dos ensaios anteriores, ou seja, para a região de Piracicaba, duas repetições (uma com quinze e uma com dez sementes) e para a região de São Pedro, quatro repetições (com 35, 37, 32 e 26 sementes).

Na montagem desses ensaios seguiu-se a mesma metodologia dos anteriores, e com os dados obtidos, foram calculadas as porcentagens de germinação das sementes de *Stylosanthes*, para as duas regiões estudadas.

3.2.4.2. Avaliação da população de plântulas de *Stylosanthes*

Para se avaliar a população de plântulas de *Stylosanthes*, foram realizados dois levantamentos (em 15/12/81 e em 12/02/82) na área de pastagem da região de Piracicaba (comunidade 1) e um levantamento (em 12/01/83) na área de pastagem da região de São Pedro (comunidade 4).

Usando-se uma trena, foram amostrados dez quadrados de 0,5m x 0,5m (0,25m²), localizados ao acaso nas áreas de pastagem. Os quadrados foram demarcados com estacas de alumínio e identificados com plaquetas numeradas de 1 a 10.

Dentro de cada quadrado foi feito o levantamento do número de plântulas de *Stylosanthes* e também do número de plantas adultas dessa leguminosa, identificando-se a espécie da mesma.

Com os dados obtidos foram calculadas as densidades de plântulas (número de plântulas por m^2) para ambas as regiões. Calculou-se também a variação no número de plântulas entre o primeiro e o segundo levantamento realizados na comunidade 1.

3.2.4.3. Avaliação da população de plantas adultas de *Stylosanthes*

A avaliação da população de plantas adultas das três espécies de *Stylosanthes* (*S. guianensis*, *S. scabra*, *S. viscosa*), nas áreas de pastagem de Piracicaba (comunidade 1) e São Pedro (comunidade 4), foi realizada durante os levantamentos de distribuição espacial, em 1980 e 1983. Através do método de isonomas, utilizado para os levantamentos de distribuição espacial, pôde-se realizar o levantamento do número de plantas adultas das espécies de *Stylosanthes*, nas duas áreas amostradas de $100m^2$ (ítem 3.2.1).

Com os dados obtidos foram calculadas a densidade (número de plantas por m^2) e a frequência (porcentagem de quadrados contendo uma determinada espécie) das três espécies de *Stylosanthes*, para cada área estudada.

3.2.4.4. Avaliação da população de sementes de *Stylosanthes* produzidas pela população de plantas adultas

Para se avaliar a quantidade de sementes produzidas por planta de *Stylosanthes* em condições naturais, foram realizadas seis coletas de sementes na área de pastagem da região de Piracicaba (comunidade 1) e cinco coletas na área de pastagem da região de São Pedro (comunidade 4). As coletas foram realizadas de março a setembro de 1984.

Para que as plantas de *Stylosanthes* presentes nessas áreas pudessem ter sua produção total de sementes sem ser prejudicada pela pressão animal, as duas áreas de pastagem de 100m² foram cercadas com uma tela de arame, impedindo o acesso de animais.

As plantas de *Stylosanthes* foram numeradas e etiquetadas no campo e as coletas de sementes foram feitas manualmente em cada planta-mãe, separadamente. Assim, em cada data de coleta voltou-se à mesma planta já numerada, coletando-se as sementes que foram amadurecendo com o tempo.

Cada amostra de semente coletada foi colocada em um saquinho de papel identificando-se, no mesmo, a data da coleta, a região amostrada, o número da planta-mãe amostrada e a espécie da mesma. Em seguida, as amostras coletadas no campo foram levadas ao laboratório de Genética Ecológica do Instituto de Genética (ESALQ-USP), onde foi feita, manualmente, a limpeza das mesmas. As sementes foram manti-

das em câmara seca, em condições padrões para conservação.

Após a limpeza das amostras foi feita a contagem do total de sementes coletadas em cada planta-mãe, em cada data de coleta, para as duas regiões amostradas. Calculou-se, então, o total de sementes coletadas por planta-mãe ao final das seis e cinco datas de coletas, respectivamente para as regiões de Piracicaba e São Pedro. As sementes também foram classificadas em três diferentes classes de coloração: preta, marrom e amarela. Foi feita a contagem da quantidade total de sementes, por classe de coloração, para cada planta de *Stylosanthes*; e elaborados gráficos que apresentam a porcentagem de sementes de cada classe de coloração, produzidas pelas três espécies de *Stylosanthes*.

Com os dados de todas as contagens foram feitos cálculos da média, do desvio padrão, do coeficiente de variação e da amplitude de variação e da densidade de sementes produzidas pelas três espécies de *Stylosanthes*, em ambas as áreas de pastagem amostradas.

Com os dados do número total de sementes coletadas em cada planta-mãe de *Stylosanthes* foram elaborados gráficos que apresentam a proporção encontrada entre a porcentagem de plantas-mães amostradas e o número total de sementes produzidas por elas. Foram também elaborados gráficos apresentando a relação entre o número de plantas-mães com sementes e o número total de sementes coletadas por data de coleta, para cada espécie de *Stylosanthes*, nas duas regiões amostradas.

3.2.5. Análise das isoenzimas esterásicas entre famílias de *Stylosanthes* pelo método de eletroforese horizontal em gel de amido

3.2.5.1. Preparo do gel

O gel a ser utilizado no ensaio de eletroforese horizontal, foi preparado através da seguinte fórmula:

5 g de amido hidrolisado "Sigma"

10 g de penetrose 30

12,5 ml de tampão "A" - Lítio Borato (pH8,3 e 0,24M)⁽¹⁾

112,5 ml de tampão "B" - Tris Cítrico (pH8,3 e 0,24M)⁽²⁾

Esses componentes foram misturados e em seguida, a solução foi cozida na chama, até a obtenção de um gel de consistência pastosa e translúcida. O gel, ainda quente, foi despejado em uma fôrma de vidro com as seguintes dimensões: 177mm x 158mm x 3mm. Sobre o gel foi colocada uma placa de vidro para que, ao endurecer, o mesmo se tornasse homogêneo e na espessura desejada (3mm).

(1) Fórmula de tampão "A", para 1 litro:

2,098g de hidróxido de Lítio;

11,748g de ácido bórico (anidro);

1.000ml de água destilada.

(2) Fórmula de tampão "B", para 1 litro:

6,178g de tris;

1,680g de ácido cítrico;

1.000ml de água destilada.

3.2.5.2. Preparo e homogenização do material a ser analisado

O material utilizado para esta análise constou de sementes de famílias de *Stylosanthes*, ou seja, sementes coletadas por plantas individuais, (sendo o total de sementes produzidas por uma planta correspondendo a uma família). Foram utilizadas sementes das três espécies de *Stylosanthes* estudadas (*S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa*), coletadas nas duas áreas de pastagem amostradas, (comunidades 1 e 4) nas regiões de Piracicaba e São Pedro, em 1984 (item 3.2.4.4). Para o ensaio de eletroforese foram feitas misturas das diversas datas de coletas, mantendo-se, porém, a separação por família. Foram, também, utilizadas sementes coletadas em 1986 (apenas uma coleta) nas mesmas áreas de pastagem das regiões de Piracicaba e São Pedro. Na coleta realizada em 1986, em São Pedro, foi feita amostragem por colônias das espécies de *Stylosanthes*, ou seja, as sementes foram coletadas em plantas individuais (famílias), dentro de colônias distintas. Para o ensaio, foi utilizada uma semente de cada família de *Stylosanthes*.

Todas as sementes foram escarificadas com o auxílio de uma pequena pinça, fazendo-se uma pequena incisão ou retirando-se uma pequena parte do tegumento das sementes. As sementes escarificadas foram colocadas num germinador modelo FANEM, em caixas de plástico, sobre papel de filtro

umedecido com água destilada, e mantidas a 25°C, em ausência de luz, por doze horas.

Após este período, as sementes estavam entumescidas, quase iniciando o estágio de plântula. Foi feita, então, a maceração individual de cada semente, utilizando-se um bastão de vidro previamente mergulhado numa solução de 0,5ml de tampão "A" (Lítio Borato) + 4,5ml de tampão "B" (Tris Cítrico). Antes de macerar cada semente, o bastão era cuidadosamente lavado em água destilada e desinfetado com acetona, para evitar contaminação entre os materiais macerados.

Terminada a maceração foi colocado, sobre cada material homogenizado, um pequeno retângulo de papel de filtro. Em seguida, tomou-se a fôrma de vidro contendo o gel já endurecido e retirou-se a placa de vidro que o recobria. Utilizando-se um "pente" de plástico, foram feitas pequenas reentrâncias retangulares, espaçadas de 0,4mm entre si, em todo o comprimento do gel. Em cada reentrância foi colocado um retângulo de papel de filtro já absorvido do material homogenizado a ser analisado.

A fôrma de vidro, com o gel já contendo as amostras do material homogenizado, foi colocada na cuba de eletroforese que, em seguida, foi ligada numa corrente elétrica de doze miliampères (mA). A cuba foi mantida nesta corrente e na geladeira (a 4°C) até se completar a "corrida" das amostras no gel.

3.2.5.3. Coloração e fixação do gel

Completada a "corrida" das amostras, a corrente elétrica foi desligada e a fôrma contendo o gel foi retirada da geladeira. O gel foi cuidadosamente retirado da fôrma e colocado numa solução corante específica para o sistema enzimático esterase, cuja fórmula é a seguinte:

20ml de água destilada

25 ml de tampão fosfato "C" (pH 4,3 e 0,2M)⁽³⁾

5 ml de tampão fosfato "D" (pH9,2 e 0,2M)⁽⁴⁾

0,04 g de "Fast Blue RR Salt"

1 ml de α -naftil-acetato⁽⁵⁾

O gel foi mantido na solução corante, a 25°C, até haver perfeita coloração das bandas.

Completada a coloração, o gel foi colocado, durante cerca de quinze minutos, numa solução fixadora (para fixar a coloração das bandas): 1 litro de água destilada + 1 litro de metanol + 200ml de ácido acético.

(3) Fórmula de tampão fosfato "C", para 1 litro:

27,6g de NaH_2PO_4 + 1.000ml de água destilada.

(4) Fórmula de tampão fosfato "D" para 1 litro:

53,63g de NaH_2PO_4 + 1.000ml de água destilada.

(5) Fórmula de α -naftil-acetato:

1% em acetona - água destilada 1:1.

Terminada a fixação, o gel foi envolvido em plástico, etiquetado e guardado em geladeira.

Após a coloração e fixação dos géis foi feita a leitura dos mesmos, calculando-se, para cada banda, os valores de RM (migração relativa), segundo a fórmula:

$$RM = \frac{\text{distância da origem à banda}}{\text{distância da origem à linha de frente do gel}}$$

Com os valores de RM foram elaborados os zimogramas para cada família de *Stylosanthes*, em ambas as regiões amostradas (Piracicaba e São Pedro).

Com os dados obtidos dos ensaios de eletroforese, foi calculada a porcentagem de ocorrência das seis bandas de esterase, para as três espécies de *Stylosanthes* coletadas nas duas áreas de pastagem amostradas. Foi calculada também a porcentagem de ocorrência da banda anódica 1A (RM = 0,3) em famílias de *S. scabra* coletadas naquelas áreas de pastagem.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Determinação da Variação Temporal no Padrão de Distribuição Espacial das Três Espécies de *Stylosanthes*

As Figuras 1 e 2 representam a distribuição espacial das três espécies de *Stylosanthes* (*S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa*), respectivamente para as regiões de Piracicaba e São Pedro, a partir do levantamento realizado em 1980. E as Figuras 3 e 4 representam a distribuição espacial das mesmas espécies, respectivamente para as mesmas regiões amostradas (Piracicaba e São Pedro), a partir do levantamento realizado em 1983.

Observa-se que as espécies não apresentam distribuição espacial aleatória ou uniforme, mas há uma tendência das plantas pertencentes a uma mesma espécie se agruparem formando colônias. Verifica-se, portanto, que as espécies de *Stylosanthes* estudadas apresentam distribuição espacial de modelo colonial, ou seja, a ocorrência de um indivíduo num dado ponto, aumenta a probabilidade de se encontrar outro indivíduo, da mesma espécie, em suas adjacências.

Comparando-se as figuras referentes ao levantamento de 1980 com as de 1983, observa-se, que, embora

tenha havido alguma variação na composição da figura, o padrão geral de distribuição se manteve o mesmo, ou seja, em ambos os levantamentos as espécies de *Stylosanthes* tendem a ter uma distribuição espacial do tipo colonial.

Este tipo de distribuição espacial observado para estas espécies de *Stylosanthes* está de acordo com o modelo de distribuição observado por SOARES (1980) em populações naturais de *S. guianensis* e *S. scabra*, em área de pastagem e também com o modelo observado por PATERNIANI & MARTINS (1981) e PATERNIANI (1984) em populações naturais de *S. guianensis*. *S. scabra* e *S. viscosa*, tanto em áreas de pastagem como em áreas sem pressão animal. Em todos estes trabalhos, as espécies de *Stylosanthes* apresentaram uma distribuição espacial do tipo colonial.

Segundo Feller (1943), citado por McNAUGHTON & WOLF (1973), um dos principais fatores que podem levar a uma distribuição espacial do tipo colonial é a tendência dos descendentes congregarem-se em volta dos pais, o que pode ser consequência da dispersão de sementes próxima à planta-mãe.

Para o caso específico de *S. guianensis* esta hipótese de Feller (1943), citado por McNAUGHTON & WOLF (1973), pode ser uma das causas da distribuição colonial, pois, SOARES (1980) observou que as sementes de *S. guianensis* são dispersadas, quase em sua totalidade, sob a área basal da planta-mãe, concentrando-se na porção mediana entre a coroa e o limite da área basal. Dessa forma, a dispersão

natural das sementes é bastante restrita. Essa dispersão, contudo, pode ser ampliada pelo próprio gado, elemento constante do ecossistema da pastagem. O animal, alimentando-se da parte aérea das plantas e ingerindo as sementes das mesmas, pode disseminá-las pela pastagem através das fezes. Esse tipo de dispersão também pode favorecer um agrupamento das plântulas, uma vez que as sementes são ingeridas e lançadas ao solo em conjunto e não individualmente. No solo, germinarão também conjuntamente, em colônias dispersas por toda a pastagem.

Embora o gado seja um agente que contribui para a dispersão colonial das espécies de *Stylosanthes*, não se pode considerá-lo como o principal agente causal desse tipo de distribuição espacial, pois, também em áreas sem pressão animal foi observada a ocorrência do modelo colonial de distribuição daquelas espécies de *Stylosanthes* estudadas (PATERNIANI & MARTINS, 1981; PATERNIANI, 1984).

Também o tipo de dispersão de sementes, embora esteja relacionado à distribuição dos indivíduos na natureza, não pode ser considerado como o único mecanismo causal da distribuição espacial, pois, McNAUGHTON & WOLF (1973) demonstraram que os três tipos básicos de distribuição espacial (aleatória, colonial ou uniforme) podem ocorrer sob o mesmo modelo de dispersão de sementes, dependendo, entre outros fatores, do tamanho dos indivíduos amostrados.

Feller (1943), citado por McNAUGHTON & WOLF (1973), considera também o agrupamento dos habitats favorá-

veis à colonização, como outro fator causal da distribuição colonial dos indivíduos. Em todo ecossistema natural deve haver variações no tipo de solo, clima, topografia, vegetação, etc., e os habitats favoráveis ao estabelecimento e desenvolvimento de uma determinada espécie podem estar distribuídos em "manchas" por toda a área. Assim, os indivíduos que obtêm sucesso adaptativo podem ser os mesmos que tentam colonizar aqueles habitats, mantendo-se, pois, agregados. HARPER *et alii* (1965) também citam a heterogeneidade do habitat, independentemente do tipo de dispersão de sementes, como causa da distribuição colonial dos indivíduos.

A baixa lotação animal, além da falta de práticas adequadas de manejo, calagem ou adubação são características comuns à maior parte das pastagens do Estado de São Paulo. Também é comum haver um acelerado processo de degradação dessas pastagens, com o conseqüente aparecimento de falhas na composição da gramínea predominante. Este processo favorece o aparecimento de diversas espécies invasoras ou colonizadoras, entre elas, as espécies de *Stylosanthes*. No processo de colonização, as espécies tendem a ocupar as "manchas" formadas pelas falhas da vegetação original, distribuindo-se, então, desde o início, de forma colonial.

Segundo MAJOR (1951) há uma série de inter-relações entre a vegetação de um local e as características desse mesmo local. O autor observa que a vegetação de um local é distribuída de acordo com o clima, altera-se conforme o tipo de solo, difere em declives opostos, varia com as

diferenças geográficas da flora e fauna e desenvolve-se com o tempo. E todos esses fatores determinantes da vegetação são fatores que fixam a característica de um determinado ecossistema, influenciando, por sua vez, a dinâmica populacional de cada espécie vegetal.

Em um habitat estável, as populações que se distribuem em colônias devido à heterogeneidade ambiental, podem sofrer um processo evolutivo que, gradualmente, selecionará os indivíduos mais adaptados às condições presentes. Nesse processo, os indivíduos poderão atingir um alto grau de homogeneidade genética que, se por um lado, confere um alto grau de adaptabilidade à espécie; por outro, pode diminuir a capacidade da mesma de responder a alterações bruscas do ambiente, o que poderia comprometer a continuidade da espécie (McNAUGHTON & WOLF, 1973). Este risco de extrema homogeneidade genética pode ser reduzido através da troca de genes (fluxo gênico), tanto entre, como dentro das populações naturais. Além disso, em condições naturais ocorrem frequentes flutuações ambientais que alteram o habitat no tempo e no espaço (EMLEN, 1973).

A distribuição espacial de uma determinada espécie deve, certamente, estar condicionada por uma série de mecanismos biológicos e ecológicos inter-relacionados, o que dificulta a compreensão total desse fenômeno e a detecção dos fatores causais do mesmo. Porém, o fato do padrão de distribuição colonial das três espécies de *Stylosanthes* estudadas, nas regiões amostradas, se manter constante no

tempo e no espaço, revela uma vantagem adaptativa que este modelo de distribuição deve estar conferindo às espécies de *Stylosanthes*. Deve ter havido um processo evolutivo que fixou este modelo de distribuição espacial para as espécies de *Stylosanthes*, dentro daquelas comunidades de pastagem. Este modelo é uma estratégia que deve maximizar o grau de adaptabilidade das espécies em condições de pastagem. Este fato poderá ser comprovado através de periódicos levantamentos da distribuição espacial nas mesmas regiões amostradas, além de levantamentos de outros parâmetros de dinâmica populacional, como dispersão de sementes, taxa de cruzamento natural, fluxo gênico, etc.

Nas Tabelas 1 e 2 tem-se, respectivamente para a região de Piracicaba e São Pedro, o número de quadrados (unidade de amostra de 0,5m x 0,5m) relativos aos diferentes tipos de combinações entre as espécies de *Stylosanthes* e os valores do teste χ^2 para associação entre as espécies. Em ambas as tabelas estão transcritos tanto os dados relativos ao levantamento de 1980, como os de 1983.

Comparando-se os resultados de 1983 com os de 1980, para a região de Piracicaba (Tabela 1), observa-se que houve um aumento do número de quadrados onde há ausência das três espécies estudadas. Por outro lado, o número de quadrados contendo apenas a espécie *S. guianensis* sofreu uma diminuição; o mesmo ocorrendo para o número de quadrados contendo apenas *S. scabra*. O número de quadrados contendo apenas a espécie *S. viscosa* permaneceu constante, assim como o

número de quadrados contendo as três espécies simultaneamente.

Apesar dessas variações encontradas, a característica geral desse levantamento se repetiu, ou seja, há um maior número de quadrados contendo apenas uma única espécie, ou mesmo ausência das três espécies, do que quadrados contendo combinações entre elas. Este fato revela uma tendência das espécies de *Stylosanthes* se excluírem umas às outras.

Na mesma Tabela 1 estão expressos os valores e a significância dos testes χ^2 obtidos para os três tipos de associação entre as três espécies de *Stylosanthes*. Como se pode observar, os valores dos testes χ^2 obtidos em 1983, semelhantemente aos obtidos em 1980, não foram significativos. Isto indica que não deve haver associação entre as diferentes espécies de *Stylosanthes*, apesar de estarem ocorrendo na mesma área.

A Tabela 2 refere-se aos dados levantados na região de São Pedro. Comparando-se os dados de 1983 com os de 1980, observou-se que houve uma diminuição no número de quadrados onde há ausência das três espécies. Por outro lado, houve um considerável aumento no número de quadrados contendo apenas a espécie *S. viscosa*, que é, por sinal, a espécie predominante nessa região. O número de quadrados contendo apenas *S. scabra*, permaneceu, praticamente, constante; e houve um pequeno aumento no número de quadrados contendo apenas *S. guianensis*.

Ao contrário do que se observou na Tabela 1, nestes dados para a região de São Pedro, houve um aumento no número de quadrados contendo combinações entre duas espécies, particularmente combinações entre *S. guianensis* e *S. viscosa*, e entre *S. scabra* e *S. viscosa*. Contudo, ainda são mais frequentes os quadrados com ausência das três espécies ou contendo apenas *S. viscosa*.

Os valores e significâncias dos testes χ^2 obtidos em 1983 foram, assim como os obtidos em 1980, não significativos para os três tipos de associação entre as espécies. Este fato parece reafirmar a hipótese da associação não competitiva entre as três espécies de *Stylosanthes* encontradas nessas áreas de pastagem.

Os dados das Tabelas 1 e 2 indicam que, apesar das variações, o padrão geral das combinações entre as três espécies de *Stylosanthes* se manteve constante de 1980 para 1983, ou seja, combinações entre as três espécies, ou mesmo entre cada duas espécies não é muito frequente. Ao contrário, são mais frequentes os quadrados em que predominam apenas uma espécie de *Stylosanthes*.

O fato das associações entre duas ou três espécies não serem muito frequentes, reflete a tendência das espécies se excluírem umas às outras. Esta exclusão pode ser um mecanismo adaptativo para evitar uma intensa competição inter-específica.

A tendência de exclusão entre espécies parece ser confirmada com a não significância dos valores dos tes-

tes χ^2 . Esta não significância indica que, mesmo nos relativamente poucos quadrados onde se encontram duas diferentes espécies de *Stylosanthes*, não há uma significativa associação entre elas. Resultados semelhantes a estes foram observados por SOARES (1980) em estudos de associações entre diferentes espécies de *Stylosanthes* e *Desmodium*.

4.2. Determinação das Relações de Vizinhança Entre as Três Espécies de *Stylosanthes*, em Comunidades Naturais

As frequências observadas das três espécies de *Stylosanthes* estudadas e o valores do teste G, para as dez comunidades amostradas, estão expressos na Tabela 4. Observa-se que em todas as comunidades amostradas o valor do teste G foi altamente significativo, indicando que há uma situação de anisopletia em todos os casos; isto é, em todas as comunidades amostradas há uma desigualdade na representação de cada espécie de *Stylosanthes*.

Nas comunidades 1/80 (Piracicaba, pastagem), 2/80 (Piracicaba, área alterada), 3/80 (Piracicaba, área alterada) e 8/80 (Americana, área alterada), a condição de anisopletia se manifesta através de uma maior frequência da espécie *S. guianensis*, em relação às outras duas espécies. Nas comunidades 7/80 (Americana, pastagem), 9/80 (Charqueada, pastagem) e 10/80 (Charqueada, área alterada), a condição de anisopletia se caracteriza por uma maior frequência

da espécie *S. scabra* em relação às outras duas. A comunidade 7/80, em particular, difere das demais por apresentar praticamente apenas a espécie *S. scabra* (82 plantas). Nessa comunidade a espécie *S. viscosa* é ausente e há apenas uma única planta da espécie *S. guianensis*. E nas comunidades 4/80 (São Pedro, pastagem), 5/80 (São Pedro, pastagem) e 6/80 (São Pedro, área alterada), a condição de anisopletia se apresenta por uma maior frequência da espécie *S. viscosa*, em relação às demais espécies estudadas.

Comparando-se os dois levantamentos (1980 e 1983) realizados na comunidade 1 (Piracicaba, pastagem), observa-se que, em 1983, houve uma diminuição nas frequências das espécies *S. guianensis* e *S. scabra*. A frequência de *S. viscosa*, que é bastante baixa nessa comunidade, permaneceu constante nos dois levantamentos. Apesar dessa variação na frequência das espécies ocorrida no tempo, a condição de anisopletia se manteve com a mesma característica, ou seja, em ambos os levantamentos há uma maior frequência da espécie *S. guianensis* em relação às demais espécies.

Na comunidade 4 (São Pedro, pastagem), também houve variação no tempo, nas frequências observadas das espécies de *Stylosanthes*. Observa-se que, no levantamento realizado em 1983, houve um aumento na frequência das três espécies, em relação ao levantamento de 1980. Apesar disso, em ambos os levantamentos, a condição de anisopletia se manteve sob a mesma característica, ou seja, maior frequência de *S. viscosa* em relação às outras duas espécies.

Nas Tabelas 5, 6 e 7 têm-se, respectivamente, as relações de primeiro, segundo e terceiro vizinhos mais próximos, e os valores do teste G, para as comunidades naturais de *Stylosanthes*. A comunidade 7/80 foi excluída dessas tabelas uma vez que a mesma se caracteriza por apresentar praticamente apenas uma espécie de *Stylosanthes* (*S. scabra*), não apresentando, portanto, relações de vizinhança entre espécies.

Com relação aos valores do teste G para as combinações de planta-base/primeiro (segundo e terceiro) vizinho mais próximo (Tabelas 5, 6 e 7), observa-se que apenas em duas comunidades (3/80 e 6/80) os valores de G foram não significativos. Nestes casos, aceita-se a hipótese de nulidade que é a de igualdade das frequências observadas e esperadas, ou, que a formação de pares (relações de vizinho mais próximo) nas comunidades é independente ou casual. Na Tabela 7 tem-se ainda a comunidade 2/80 apresentando o valor de G não significativo para as combinações de planta-base/terceiro vizinho mais próximo. A comunidade 3/80 se caracteriza por apresentar apenas duas das três espécies de *Stylosanthes* estudadas (*S. guianensis* e *S. scabra*), e a comunidade 6/80 também apresenta praticamente apenas duas espécies (*S. scabra* e *S. viscosa*).

As demais comunidades amostradas apresentaram valores de G altamente significativos para os três tipos de combinações planta-base/vizinho mais próximo. Nestes casos, rejeita-se a hipótese de nulidade que é a de igualdade das

frequências observadas e esperadas; ou seja, há diferença significativa entre as frequências observadas e esperadas das combinações planta-base/vizinho mais próximo. Portanto, a formação de pares dessas combinações nas comunidades amostradas não é independente ou casual.

Comparando-se os dados relativos aos levantamentos realizados em 1980 e em 1983, tanto para a comunidade 1 como para a comunidade 4, observa-se que a significância dos valores de G se manteve, ou seja, em ambos os levantamentos os valores de G foram significativos para os três tipos de combinações planta-base/vizinho mais próximo. Isto indica que não houve variação no tempo quanto à significância da diferença entre as frequências observadas e esperadas das combinações de vizinhança; ou seja, as relações de vizinhança nas comunidades 1 e 4 se mantiveram dependentes ou não casualizadas durante a variação temporal de 1980 a 1983.

Nas Tabelas de n.º 8 a 40 têm-se os dados relativos ao número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o primeiro, segundo e terceiro vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, em todas as comunidades amostradas. Neste caso, também foi excluída a comunidade 7/80 pelos mesmos motivos já explicados anteriormente.

Em todas as tabelas relativas ao número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o primeiro vizinho mais próximo, têm-se as frequências observadas (numerador), as frequências esperadas baseadas na hipótese de anisopleia (denominador) e as porcentagens (entre parênteses). Nas

tabelas relativas aos segundos e terceiros vizinhos têm-se apenas as frequências observadas e as porcentagens (entre parênteses), uma vez que as frequências esperadas para estes casos, são as mesmas já expressas nas tabelas relativas ao primeiro vizinho.

Os valores dos coeficientes de segregação (S) calculados para as comunidades naturais de *Stylosanthes*, para os três tipos de vizinhança (primeiro, segundo e terceiro vizinho mais próximo) estão na Tabela 41. A comunidade 7/80 foi excluída pelos motivos já citados anteriormente. Pelos dados da tabela observa-se que a distribuição dos pares de primeiros, segundos e terceiros vizinhos mais próximos, em todas as comunidades amostradas, apresentou segregação parcial. Nenhuma comunidade apresentou valor de coeficiente de segregação igual a um ($S=1$), o que indicaria uma comunidade completamente segregada, segundo PIELOU (1961).

Comparando-se os dados obtidos em 1980 e em 1983 para a comunidade 1, observa-se que houve variações quanto aos valores dos coeficientes de segregação das relações de vizinhança. Assim, em 1980, para a relação de primeiro vizinho, o coeficiente de segregação foi 0,64; o que significa que há uma segregação parcial e que 36% do que era esperado para associações casuais foi obtido. Em 1983, o valor do coeficiente de segregação para primeiros vizinhos diminuiu para 0,52; indicando que foi obtido 48% das associações casuais esperadas. Ainda em 1980, os coeficientes de segregação para os segundos e terceiros vizinhos foram, res-

pectivamente, 0,45 e 0,42; indicando que foram obtidas 55% das associações casuais esperadas para as relações de segundo vizinho e 58% das associações casuais esperadas para as relações de terceiro vizinho. Em 1983, os coeficientes de segregação para segundo e terceiro vizinho foram menores (0,38 e 0,35, respectivamente), o que aumentou as porcentagens das associações casuais esperadas para 62% (para segundo vizinho) e 65% (para terceiro vizinho).

Com relação à comunidade 4, também houve variações nos valores dos coeficientes de segregação obtidos em 1980 e em 1983. Em 1980, os coeficientes dos três tipos de combinações de vizinhança foram 0,40; 0,48 e 0,40; respectivamente para os primeiro, segundo e terceiro vizinhos mais próximos. Em 1983, o coeficiente de segregação para a associação de primeiro vizinho aumentou para 0,55, indicando que, neste caso 45% das associações casuais esperadas foram obtidas. Já para as associações de segundo e terceiro vizinhos, os valores dos coeficientes de segregação diminuíram em relação aos dados de 1980, sendo então, 0,35 e 0,36, respectivamente para o segundo e terceiro vizinho.

Além da variação dos coeficientes de segregação observada no tempo, nas comunidades 1 e 4, observa-se uma variação dos coeficientes entre as diferentes comunidades amostradas e entre os três diferentes tipos de combinações de vizinhança.

Analisando-se todos esses resultados obtidos para as comunidades naturais de *Stylosanthes* pode-se obser-

var, primeiramente, que a maior parte das comunidades amostradas apresenta uma condição de anisopleτία na representação das três espécies de *Stylosanthes*, ou seja, há uma desigualdade na proporção de cada espécie em cada comunidade. A espécie predominante varia conforme a região amostrada. Assim, a espécie *S. guianensis* predomina na região de Piracicaba, a espécie *S. scabra* aparece com maior frequência em Americana e Charqueada, e a espécie *S. viscosa* é predominante em São Pedro.

Observa-se também que, numa mesma região, a espécie *S. guianensis* tende a ser predominante nas áreas alteradas, isto é, sem pressão animal. Por outro lado, a espécie *S. scabra* parece predominar nas áreas de pastagem, portanto sujeitas à pressão animal. Também SOARES (1980) observou diferenças nas frequências das espécies *S. guianensis* e *S. scabra* presentes numa área de pastagem, sendo que *S. scabra* foi predominante naquela condição ecológica. Este fato parece indicar uma adaptação natural de cada espécie de *Stylosanthes* a uma condição ecológica específica. No caso, a espécie *S. scabra* parece ser naturalmente adaptada à condição de pastoreio. De fato, em programas de melhoramento na Austrália, algumas das principais cultivares selecionadas para condição de pastoreio foram obtidas da espécie *S. scabra*, como as cultivares Seca e Fitzroy (EDYE, 1987). Esta adaptação natural de *S. scabra* à condição de pastoreio deve ser devida a uma série de características morfológicas e fisiológicas da espécie, como porte da planta, palatabilida-

de, resistência a pisoteio, etc., e deve ter sido resultado de uma contínua seleção natural.

Com relação às combinações de planta-base/primeiro, segundo e terceiro vizinhos mais próximos observou-se que na maioria das comunidades de *Stylosanthes* amostradas, a formação dos pares de vizinhança não foi independente ou casual, mas houve uma associação preferencial entre as três espécies estudadas. Essa associação ocorreu entre plantas da mesma espécie, ou seja, na formação de pares dos três tipos de vizinhança, a espécie *S. guianensis* se associou predominantemente com *S. guianensis*, assim como *S. scabra* se associou com *S. scabra* e *S. viscosa* com *S. viscosa*. Este fato está de acordo com os dados apresentados nas Tabelas 1 e 2 e discutidos no item 4.1., ou seja, nota-se uma tendência das três espécies de *Stylosanthes* se excluírem umas às outras. Além disso, nota-se uma tendência das espécies se distribuírem espacialmente formando colônias, onde se encontram, predominantemente, indivíduos da mesma espécie.

Como já discutido no item anterior, a exclusão entre espécies, observada nas comunidades amostradas, pode se constituir numa estratégia adaptativa para evitar uma intensa competição inter-específica.

Este padrão de exclusão entre espécies de *Stylosanthes* e de distribuição espacial do tipo colonial ocorreu, nas comunidades amostradas, independente do local e da espécie. Portanto, além de uma série de fatores biológicos e ecológicos que devem estar interagindo na manifestação desse

modelo de distribuição espacial, o mesmo deve se constituir numa característica intrínseca a essas três espécies de *Stylosanthes*.

Outros fatores já citados como causadores da distribuição colonial dos indivíduos são: (1) o agrupamento dos habitats favoráveis à colonização (Feller (1943), citado por McNAUGHTON & WOLF, 1973); (2) a heterogeneidade do habitat (MAJOR, 1951; HARPER *et alii*, 1965; EMLÉN, 1973); (3) a migração ou sobrevivência diferencial dos indivíduos (JAIN, 1969); (4) a predação de sementes ou plântulas por predadores naturais (JANZEN, 1970); (5) a adaptabilidade da espécie a fatores específicos do solo (SNAYDON, 1987). Com relação a este último aspecto, SNAYDON (1987) salienta que as características do solo tendem a ser relativamente estáveis no tempo, mas muito variáveis no espaço. Em condições de pastagem, podem haver grandes variações no solo, causadas pelos excrementos dos animais e pela aplicação de fertilizantes. A própria presença dos animais de pastoreio pode alterar a variação, temporal e espacial, da fertilidade do solo, através dos efeitos dos excrementos.

Os efeitos ecológicos causados pela urina animal na produção e composição botânica das pastagens são, geralmente, localizados e de curta duração (DURING & McNAUGHTON, 1961). Os principais efeitos são aparentemente fenotípicos, com grandes respostas plásticas na morfologia. Efeitos genéticos a curta distância são pouco prováveis, devido à curta duração dos efeitos do excremento; porém a longas

distâncias (por exemplo, entre campos diferentes), algumas mudanças podem ocorrer devido às diferenças na transferência dos nutrientes.

Já os efeitos ecológicos causados pelas fezes são mais prolongados (um a dois anos) e são mais visíveis, pelo fato de que os animais tendem a rejeitar a planta que está ao redor das fezes (MARSH & CAMPLING, 1970). Embora a composição das espécies que estão ao redor das fezes possa mudar, é também pouco provável que a estrutura genética da população sofra mudanças em curtas distâncias. No entanto, variações ambientais no espaço e no tempo, causadas pelos excrementos dos animais, podem aumentar o polimorfismo genético dentro das espécies de pastagem.

Apesar do modelo de segregação e de distribuição espacial, das três espécies de *Stylosanthes*, ser uma característica presente na maioria das comunidades amostradas, observa-se, pelos valores dos coeficientes de segregação, que o nível de segregação variou no tempo, variou, entre as diferentes comunidades e entre os três diferentes tipos de combinações de vizinhança (primeiro, segundo e terceiro vizinhos mais próximos).

Como causas da segregação entre espécies, PIELOU (1961) cita dois fatores, já mencionados também por outros autores, ou seja: (1) o agrupamento familiar dos indivíduos de uma espécie, e (2) a heterogeneidade do habitat. Segundo a autora, duas espécies podem estar agregadas

devido a variação espacial dos fatores ambientais. Por outro lado, as diferenças entre espécies quanto à utilização de um mesmo fator ambiental podem causar a segregação entre elas. Também as diferenças de adaptabilidade entre espécies que requerem o mesmo fator ambiental, podem causar segregação e variações no tamanho das colônias (ou "manchas") de cada espécie (SKELLAM, 1951).

O que se pode deduzir de todos os trabalhos já realizados é que há diversos fatores, bióticos e abióticos, que podem influenciar, direta ou indiretamente, na manifestação de um determinado modelo de distribuição espacial e de segregação numa população natural. É provável que este modelo seja resultado da interação dos diversos fatores já mencionados. Independente, porém, do mecanismo resultante, o padrão de distribuição espacial de uma espécie vem a ser uma propriedade intrínseca à população (PIELOU, 1961), e um caráter adaptativo que, juntamente com outros parâmetros, determina a estrutura e dinâmica populacional.

4.3. Determinação do Tipo de Dispersão das Três Espécies de *Stylosanthes* em Comunidades Naturais

Na Tabela 42 têm-se os valores do índice de dispersão de Morisita (I_d) e do qui-quadrado (χ^2) calculados para as três espécies de *Stylosanthes* estudadas (*S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa*) nas dez comunidades amostradas (Tabela 3). Como nos itens anteriores, as comunidades 1 e 4

foram amostradas em dois períodos, ou seja, em 1980 e 1983.

Através dos dados da tabela observa-se que as espécies apresentam, nas diferentes comunidades, diferentes níveis de agregação, expressos pelos diferentes valores de Id. Nenhuma espécie apresentou dispersão totalmente ao acaso ($Id=1,0$). Apenas em três casos (*S. scabra* na comunidade 6/80, *S. viscosa* na comunidade 1/83 e *S. viscosa* na comunidade 2/80), o índice de dispersão foi igual a zero ($Id=0$), indicando um nível de dispersão perfeitamente uniforme. Nesses três casos, porém, o número de indivíduos dessas espécies é bastante reduzido, como se pode observar na Tabela 4, e este fato certamente está influenciando nos resultados observados que diferem das demais comunidades amostradas.

Embora os valores dos índices de dispersão das três espécies de *Stylosanthes* tenham variado entre as comunidades amostradas, observa-se que na maioria das comunidades, o índice de dispersão indica que as espécies estão agregadas. Este fato está de acordo com os resultados obtidos e discutidos nos itens 4.1 e 4.2, ou seja, as três espécies de *Stylosanthes* apresentam um modelo de distribuição espacial do tipo colonial, onde os indivíduos estão naturalmente agregados. Além disso, há uma tendência de exclusão entre as três espécies, ou seja, nas relações de vizinhança, há uma associação preferencial na formação de pares monomórficos, em que um indivíduo de uma dada espécie tende a se associar a outro indivíduo da mesma espécie. Dessa forma, na distribuição espacial das espécies, ocorre a formação de

colônias monomórficas, isto é, cada colônia é constituída quase exclusivamente por indivíduos de uma única espécie. As causas e consequências desse modelo de arrançamento espacial foram discutidas nos itens anteriores.

4.4. Avaliação da Dinâmica Populacional das Três Espécies de *Stylosanthes* em Condições Naturais de Pastagem

4.4.1. Avaliação do banco de sementes

A Tabela 43 apresenta os valores de média, desvio padrão, coeficiente de variação, amplitude de variação, densidade, índice de dispersão de Morisita e qui-quadrado (χ^2), calculados para as sementes de *Stylosanthes* e de outras sementes encontradas nas amostras do banco de sementes das áreas de pastagem, das regiões de Piracicaba e São Pedro.

A densidade total de sementes (*Stylosanthes* + outras sementes) do banco de sementes de Piracicaba é de 12.856 sementes/m² e do banco de sementes de São Pedro é de 7.456 sementes/m². Estes valores podem ser considerados relativamente baixos, se forem comparados com os dados obtidos dos experimentos de BRENCHLEY & WARINGTON (1930, 1936), que estimaram a densidade do banco de sementes de uma área cultivada, em cerca de 39.000 sementes/m², representando 47 espécies diferentes. Por outro lado, os dados obtidos no presente trabalho estão de acordo com os obtidos por

Rabotnov (1956), citado por HARPER (1977), que avaliou o banco de sementes em campos de pastagem da Rússia, dominados por uma gramínea perene (*Bromus inermis*), e encontrou uma densidade de 280 a 2.450 sementes/m². O autor concluiu que, em áreas dominadas por gramíneas perenes (como é o caso das regiões de Piracicaba e São Pedro), o banco de sementes é realmente pequeno. Isto se deve, em parte, ao fato de que a produção de sementes de gramíneas perenes é menor que a produção de outras espécies anuais. Além disso, a produção de gramíneas perenes é, na maioria das vezes, imprevisível e está sujeita às variações sazonais, bem como, à pressão dos animais de pastoreio.

A baixa densidade também pode ser resultado das perdas naturais, a que está sujeito o banco de sementes, por germinação, predação e deterioração das sementes. Segundo HARPER (1977), a taxa de perda dos bancos de sementes, em vários casos estudados, foi sempre exponencial. O papel dos predadores de sementes ainda é pouco conhecido, mas sabe-se que a atividade deles pode ser aumentada sob certas condições ambientais, como aumento da umidade e temperatura do solo.

Como já foi mencionado, os bancos de sementes amostrados nas regiões de Piracicaba e São Pedro eram bastante diversificados, uma vez que continham sementes de gramíneas, de várias espécies invasoras de pastagem e também das três espécies de *Stylosanthes* estudadas (*S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa*), embora não tenha sido possível

identificar o número total de cada uma dessas espécies. Essa diversidade de espécies pode resultar numa intensa competição que se estabelece já ao nível de sementes, uma vez que todas elas necessitarão, praticamente, dos mesmos requisitos necessários à germinação: umidade, luz, calor, espaço, etc. No entanto, as exigências desses requisitos deverão ser em épocas diferentes, conforme a espécie, o que dilui a intensidade da competição, porém não a elimina. A competição entre sementes do banco de sementes pode, também, ser um dos fatores que leva a variações na densidade do banco, no tempo e no espaço.

O índice de dispersão de Morisita (I_d) foi calculado para as sementes de *Stylosanthes* e para o grupo de outras sementes, dos bancos de sementes das regiões de Piracicaba e São Pedro segundo a fórmula já descrita no item 3.2.3. Os valores obtidos, expressos na Tabela 43, revelam que as sementes de *Stylosanthes* e também as de outras espécies (outras sementes) presentes no banco de sementes se encontram agregadas no solo, tanto em Piracicaba como em São Pedro. As diferenças nos valores dos índices, que são relativamente pequenas, indicam variações no nível de agregação das sementes.

Este fato parece estar estreitamente relacionado aos resultados obtidos e discutidos nos itens 4.1, 4.2 e 4.3, onde concluiu-se que as espécies de *Stylosanthes* presentes nas dez comunidades amostradas, entre elas, as comunidades de pastagem 1 e 4, se distribuem espacialmente em

colônias monomórficas, onde os indivíduos de uma mesma espécie, estão agregados.

O agregamento das sementes no solo deve estar relacionado ao modelo de dispersão das sementes pelas plantas adultas. Segundo STILES (1987), o banco de sementes é influenciado pelas diversas etapas que compõem o ciclo vital das espécies vegetais. Uma dessas etapas – a dispersão de sementes – é também a etapa inicial do processo de formação do banco de sementes. Como já foi discutido nos itens anteriores, a dispersão de sementes pode ser também um dos fatores causais do modelo de distribuição espacial das espécies. Portanto, nas duas comunidades de pastagem amostradas (comunidade 1 e 4), deve estar havendo uma interação entre os processos de dispersão de sementes, de agregação das plantas adultas e de agregação das sementes do banco de sementes. Deve haver pois, uma mútua influência entre a estrutura e a dinâmica populacional da vegetação local e a estrutura e dinâmica do banco de sementes.

4.4.1.1. Avaliação da porcentagem de germinação e de dormência em sementes de *Stylosanthes* encontradas nas amostras do banco de sementes

As porcentagens de germinação obtidas no primeiro ensaio (realizado com sementes do banco de sementes, não escarificadas) foram 10 % e 11,84 %, respectivamente para as regiões de Piracicaba e São Pedro. Portanto, a por-

centagem de dormência apresentada pelas sementes de *Stylosanthes* oriundas do banco de sementes foi bastante elevada para as duas regiões amostradas, sendo, em média, 89,08 %.

A manutenção de uma porcentagem de sementes dormentes no solo vem a ser uma das estratégias adaptativas da comunidade vegetal, que possibilita a preservação das espécies e da variabilidade genética das mesmas (SILVERTOWN, 1982). Segundo o autor, sementes dormentes são produzidas predominantemente pelas espécies que estão periodicamente sujeitas à extinção, como é o caso das espécies dos estágios sucessionais iniciais e de várias espécies invasoras ou colonizadoras.

A dormência de sementes é uma das características presentes nas espécies não domesticadas e não cultivadas. Para essas espécies, o banco de sementes dormentes no solo possibilita maiores condições de sobrevivência e perpetuação (WILLIAMS & ELLIOT, 1960; CAMERON, 1967; QUINLIVAN, 1971). Sem a reserva de sementes no solo, uma espécie poderá ser fatalmente extinta em condições adversas, em condições de estresse ambiental ou em casos de acidentes naturais.

MARTINS & JAIN (1979) enfatizam a importância do banco de sementes para o manejo de reservas genéticas. Segundo os autores, o banco de sementes dormentes apresenta um importante significado como reserva potencial de genótipos e também como um mecanismo de fluxo gênico temporal.

Diversos trabalhos já demonstraram que a dormência de sementes é um caráter inerente a várias espécies da família Leguminosae, entre elas as do gênero *Stylosanthes*. Escarificação do tegumento das sementes com lixa provocou a quebra da dormência das mesmas, em *S. guianensis*, *S. hamata*, *S. capitata* (TEIXEIRA, 1979) e *S. humilis* (HOLM, 1973; BARRIGA, 1979), indicando que o mecanismo de dormência nessas espécies, deve estar relacionado à impermeabilidade do tegumento, o que também ocorre em várias leguminosas herbáceas tropicais (MORLEY, 1958; WILLIAMS & ELLIOT, 1960; QUINLIVAN, 1971; GARDENER, 1975; ROLSTON, 1978; GILBERT & SHAW, 1979).

O ensaio de germinação realizado com as sementes duras (sementes que não germinaram no primeiro ensaio), escarificadas, de *Stylosanthes*, oriundas dos bancos de sementes das regiões de Piracicaba (comunidade 1) e São Pedro (comunidade 4), apresentou uma porcentagem de germinação de praticamente 100% para as duas regiões estudadas, (100% em Piracicaba e 99,23% em São Pedro). Este resultado está de acordo com os dados da literatura segundo os quais, a dormência das sementes de *Stylosanthes* é de natureza física, exógena, isto é, ocorre devido à impermeabilidade do tegumento que reveste as sementes. Assim sendo, uma simples escarificação mecânica, suficiente para romper parte deste tegumento, permite a germinação normal das sementes. Além disso, os resultados obtidos revelam que as sementes de *Stylosanthes* presentes nos bancos de sementes amostrados, são

de boa constituição fisiológica, inteiramente aptas para germinar. A baixa porcentagem de germinação observada no ensaio inicial, com as sementes não escarificadas (10% e 11,84% para as regiões de Piracicaba e São Pedro, respectivamente), não se deve à inaptabilidade das sementes germinarem, mas sim à presença da dormência exógena.

Como já foi citado anteriormente, o caráter de dormência de sementes se deve tanto a fatores ambientais, como também a fatores genéticos (DONNELLY, 1970). PONTES & MARTINS (1982) demonstraram a ocorrência de variabilidade intra-específica para o caráter dureza de sementes, em diversas variedades da leguminosa *Glycine wightii* (soja perene). Em outra espécie de leguminosa, *Centrosema pubescens*, observou-se ampla variabilidade, tanto entre populações como entre famílias, com relação à dormência de sementes (MARTINS, 1984).

Para o gênero *Stylosanthes*, GARDENER (1975) avaliou a variabilidade, quanto à impermeabilidade das sementes, entre linhagens e variedades de diferentes espécies. O autor observou que o grau de dureza das sementes foi alto para todas as linhagens no início das avaliações; mas houve diferenças, entre e dentro de espécies, quanto ao decréscimo da impermeabilidade durante o período total do experimento.

Oito diferentes populações de *S. humilis* HBK. foram avaliadas quanto ao grau de dormência de sementes (BARRIGA, 1979). O autor encontrou uma variabilidade extre-

mamente baixa entre as populações e concluiu que o fato reflete a baixa diversidade genética das mesmas, uma vez que, eram, na maioria, variedades comerciais. Por outro lado, avaliando populações de *S. guianensis*, de diferentes procedências, PATERNIANI & MARTINS (1979, 1982) detectaram ampla variabilidade entre elas quanto à dormência de sementes. Neste caso, a variabilidade observada sugere a presença de componentes genéticos controlando o caráter avaliado, uma vez que as populações eram de origens diferentes e foram submetidas, nos ensaios de germinação, a condições uniformes.

As espécies *S. debilis*, *S. guianensis* var. *canescens*, *S. guianensis* var. *microcephala*, *S. hamata*, *S. humilis*, *S. leiocarpa* e *S. viscosa* foram avaliadas quanto à dormência de sementes e apresentaram variabilidade tanto entre espécies quanto entre famílias de cada espécie (REIS, 1984). O mesmo caráter de dormência foi avaliado entre populações e também entre famílias das espécies *S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa* (PATERNIANI, 1984). A partir dos resultados obtidos foi possível concluir que existe variabilidade, para o caráter em questão, tanto inter como intra-específica. Esta variabilidade deve ser resultado da interação de componentes genéticos e ambientais, uma vez que a variação no grau de dormência entre populações esteve estreitamente relacionada às condições de maturidade ou estabilidade do habitat de onde as populações se originaram.

O coeficiente de variação genética para o caráter dormência de sementes foi calculado para populações de *S. angustifolia* Vog. originárias da Ilha do Marajó (Pará) (VIEIRA, 1987). Os baixos valores encontrados indicaram que o caráter dormência de sementes está altamente fixado geneticamente naquelas populações de *Stylosanthes*. Estando fixado geneticamente, há pouca variação genética para o caráter. Portanto, a variabilidade observada entre aquelas populações estudadas, quanto à dormência de sementes, é, em grande parte, devida ao ambiente.

Todos esses trabalhos parecem indicar³ que a dormência de sementes é realmente uma característica inerente à maioria das espécies de *Stylosanthes*, e que é um caráter determinado, em diferentes proporções, por componentes genéticos e ambientais. Além disso, o caráter apresenta diferentes significados biológicos e ecológicos quando analisado em diferentes fases do ciclo vital da planta. Os diferentes tipos e graus de dormência de sementes podem ser encontrados no banco de sementes. Todas essas variações representam diferentes estratégias de sobrevivência das sementes e estão relacionadas à estrutura e composição dos bancos (BASKIN & BASKIN, 1987).

Se por um lado, a dormência de sementes confere um alto valor adaptativo às espécies colonizadoras de habitats naturais; por outro lado, para a formação de pastagem com uma leguminosa forrageira, consorciada ou não com gramíneas, elevada porcentagem de dormência não é desejável.

Neste caso, a utilização de sementes com alta porcentagem de germinação é essencial para maior rapidez e eficiência no estabelecimento da leguminosa. Ao mesmo tempo, a quantidade de sementes necessária poderá ser reduzida, contribuindo para diminuir os custos na formação da pastagem (PHIPPS, 1973). A variabilidade genética da dormência encontrada em várias espécies de leguminosas pode favorecer os programas de seleção e melhoramento, na obtenção de variedades com diferentes graus de dormência, e portanto, mais adaptadas a diferentes condições ambientais.

4.4.2. Avaliação da população de plântulas de *Stylosanthes*

Na Tabela 44 tem-se o número de plântulas obtido nos dois levantamentos (15/12/81 e 12/02/82) realizados na região de Piracicaba (comunidade 1). Tem-se também a variação no número de plântulas, observada entre o primeiro e o segundo levantamento. Com os dados dos levantamentos foram calculadas as densidades (número de plântulas/m²).

Observa-se que a densidade de plântulas se manteve praticamente constante nos dois levantamentos, (86 plântulas/m² em 15/12/81 e 84 plântulas/m² em 12/02/82). A diminuição de plântulas é devida à mortalidade das mesmas, causada provavelmente, por fatores ambientais (estresse hídrico, sombreamento, deficiência nutricional ou toxidez do solo, ataque de insetos predadores, doenças, competição

entre plântulas, etc.), ou ainda pelo animal presente na pastagem, que pode ter se alimentado das plântulas ou ter provocado sua morte através do pisoteio.

Na Tabela 45 tem-se o número de plântulas obtido no levantamento realizado em 12/01/83 na região de São Pedro (comunidade 4). Nesta região não foi possível realizar um segundo levantamento nas parcelas amostradas, portanto, não se tem dados sobre a variação de plântulas. A densidade de plântulas nessa região (34,40 plântulas/m²) foi bem menor que a densidade observada na região de Piracicaba, tanto no primeiro como no segundo levantamento. Houve também diferença, entre as duas regiões, quanto à amplitude de variação no número de plântulas, entre as parcelas amostradas. Assim, em São Pedro houve uma variação de uma a 28 plântulas entre as parcelas; e em Piracicaba a amplitude de variação foi de três a 103 plântulas no primeiro levantamento e de 4 a 96 plântulas no segundo levantamento.

Como as parcelas foram amostradas aleatoriamente em toda a área de 100m², tanto em Piracicaba como em São Pedro, esta maior concentração de plântulas observada em determinados pontos da área amostrada, deve ser resultado do modelo de distribuição espacial do tipo colonial apresentado pelas espécies de *Stylosanthes* naquelas áreas de pastagem. Esta concentração de plântulas parece confirmar a hipótese de Feller (1943), citado em McNAUGHTON & WOLF (1973), segundo a qual, o hábito de distribuição espacial em colônias pode ser devido à tendência de agrupamentos dos

descendentes junto à planta matriz, ou a um agrupamento de habitats favoráveis à germinação e estabelecimento das plântulas. O modelo de distribuição das plântulas em agrupamentos, deve estar relacionado também ao tipo de dispersão das sementes de *Stylosanthes*, conforme foi discutido no item 4.1.

Embora não seja possível identificar as três espécies de *Stylosanthes* ao nível de plântulas, deve haver uma diversidade com relação às espécies nessas populações de plântulas, ou seja, deve haver plântulas das três espécies de *Stylosanthes* que ocorrem naquelas comunidades de pastagem: *S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa*.

Essas populações apresentam também uma diversidade com relação à idade das sementes que lhes deram origem. As plântulas presentes nas regiões amostradas podem ser provenientes tanto de sementes recém-produzidas pelas plantas adultas e que germinaram logo que amadureceram e caíram ao solo, como também de sementes que estavam há vários anos dormentes no banco de sementes. Sabendo-se que as sementes de *Stylosanthes* apresentam alto grau de dormência (conforme foi discutido no item 4.4.1.1), pode-se admitir que a maior parte das plântulas é proveniente de sementes produzidas em vários ciclos anteriores e que estavam dormentes no banco de sementes daquelas áreas de pastagem. Uma parte das plântulas, porém, pode ter se originado de sementes produzidas no final do último ciclo e que foram naturalmente escarificadas por algum mecanismo presente na

própria pastagem (como através da passagem pelo trato digestivo do gado , pela ação de microrganismos do solo, etc.), ou ainda pode ter se originado de sementes que apresentavam baixa porcentagem de dormência. Essa diversidade entre as plântulas com relação à época de produção das sementes que lhes deram origem, pode implicar também em uma variabilidade genética dentro da população de plântulas.

A diferença nas densidades de plântulas entre comunidades diferentes, como foi observado entre Piracicaba e São Pedro, deve estar relacionada à quantidade e à distribuição dos locais seguros ("safe site") que, segundo HARPER, WILLIAMS & SAGAR (1965) são os locais que apresentam as condições necessárias à germinação e desenvolvimento das sementes. Para HARPER (1977), diferentes densidades de plântulas são resultantes, ou de diferentes densidades de sementes depositadas num local seguro ou de diferentes frequências de locais seguros numa comunidade. Certamente deve haver uma interação entre os dois fatores determinantes da população de plântulas.

Além dos fatores climáticos e edáficos, a própria vegetação local e, em condições de pastagem, o animal de pastoreio, também influem no estabelecimento e na distribuição da população de plântulas.

Para SILVERTOWN (1982), um dos mais importantes fatores que determina a emergência das plântulas e sua distribuição espacial é a distribuição das folhas da copa das plantas adultas, especialmente para espécies não tole-

rantes ao sombreamento. Além do sombreamento, outras alterações causadas pelas plantas adultas, como formação de cobertura morta, mudanças químicas no solo e a presença de patógenos e predadores específicos, influem nos locais seguros de estabelecimento das plântulas.

A influência de variações ambientais no estabelecimento de plântulas também foi observada por MARTINS & JAIN (1979) em *Trifolium hirtum*. Os autores observaram que, dependendo das condições climáticas, o banco de sementes que emergia para a formação de plântulas apresentava maior ou menor índice de polimorfismo. Havia, pois, uma germinação diferencial de genótipos de acordo com as variações ambientais.

Assim sendo, o banco de sementes dormentes no solo não só contribui para o sucesso no estabelecimento das plântulas (SILVERTOWN, 1982), uma vez que as sementes só germinam quando as condições são favoráveis para o completo desenvolvimento das mesmas; como também tem uma importante função como reserva potencial de genótipos e como mecanismo de fluxo gênico temporal (MARTINS & JAIN, 1979).

4.4.3. Avaliação da população de plantas adultas de *Stylosanthes*

Na Tabela 46 tem-se a densidade e frequência de plantas adultas de *Stylosanthes guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa*, obtidas nos dois levantamentos realizados em 1980 e

1983 nas áreas de pastagem de Piracicaba (comunidade 1) e São Pedro (comunidade 4).

Os dados da tabela revelam que houve variações tanto na densidade como na frequência das espécies, entre os levantamentos de 1980 e 1983, em ambas as comunidades amostradas. Essas variações já foram detectadas na Tabela 4, cujos dados foram discutidos no item 4.2.

Na comunidade de Piracicaba observa-se que houve uma diminuição na densidade das espécies *S. guianensis* e *S. scabra*, entre os levantamentos de 1980 e 1983. A densidade de *S. viscosa* permaneceu constante nos dois levantamentos. Apesar das variações observadas em Piracicaba, observa-se que *S. guianensis* foi a espécie de maior densidade e de maior frequência nos dois levantamentos, indicando que essa espécie deve estar mais adaptada às condições ecológicas de Piracicaba.

Ao contrário do que ocorreu em Piracicaba, na comunidade de São Pedro houve um aumento, tanto da densidade como da frequência das três espécies de *Stylosanthes*, do primeiro ao segundo levantamento. Este fato também já foi detectado na Tabela 4 e discutido no item 4.2. Nos dois levantamentos, contudo, a espécie predominante, ou seja, de maior densidade e frequência, foi *S. viscosa* que parece ser a melhor adaptada às condições ecológicas de São Pedro.

Essas variações observadas na densidade de plantas adultas ilustram as considerações de SILVERTOWN (1982), segundo o qual "uma população de plantas não é uma

entidade estática, mas, ao contrário, apresenta-se em constante mudança com um fluxo contínuo de entrada e saída de novos indivíduos". As taxas de nascimento e mortalidade dos indivíduos de uma população variam conforme as alterações ambientais. No entanto, o tamanho da população tende a permanecer aproximadamente constante, para várias espécies.

A densidade de uma população de plantas está também, relacionada ao grau de estabilidade ou perturbação do ambiente. Colônias de *Trifolium hirtum* All. estabelecidas ao longo de rodovias apresentaram, entre outras características, maior e mais estável densidade de plantas, quando comparadas com colônias estabelecidas em condições de campo (JAIN & MARTINS, 1979). No caso das comunidades amostradas em Piracicaba e São Pedro, sendo áreas de pastagem, podem ser consideradas como ambientes estáveis, e esta característica ambiental, além de outros fatores deve estar influenciando nos níveis e nas variações das densidades apresentadas pelas espécies de *Stylosanthes*.

Segundo SOLBRIG (1980), as plantas tendem a apresentar uma resposta adaptativa aos fatores que possam comprometer a sobrevivência dos indivíduos, como luz, água, nutrientes, temperatura e fatores biológicos (como predação e competição). Essas mudanças adaptativas ocorrendo de forma contínua e por longo período, podem provocar alterações nas frequências gênicas e genotípicas da população e alterar a estrutura da população. Para SNAYDON (1987) o grau de alteração na estrutura populacional depende do tipo da variação

ambiental e do tipo de resposta adaptativa da planta.

Em condições de pastagem, além de todos os fatores já citados que podem alterar os níveis de densidade das populações de plantas, há o herbívoro doméstico que parece ser um dos mais importantes componentes daquele habitat, com relação aos efeitos que sua presença pode causar na estrutura e dinâmica populacional das pastagens. A ação do animal de pastoreio é bastante singular e diferenciada de outros fatores bióticos e abióticos, uma vez que ele pode eliminar ou reduzir a densidade das espécies locais, como pode também favorecer o desenvolvimento das mesmas e pode influir diretamente na distribuição e dispersão de suas sementes (SPEDDING, 1971; DUFFEY *et alii*, 1974; TOTHILL, 1978; WATKIN & CLEMENTS, 1978).

As variações nas densidades das espécies de *Stylosanthes* amostradas nas comunidades de Piracicaba e São Pedro foram causadas, como se pode observar pelos dados da Tabela 46, não só por mortalidade de plantas (no caso de Piracicaba), mas também por germinação e desenvolvimento de novas plantas (como ocorreu em São Pedro). Os dois processos devem estar relacionados a uma série de fatores bióticos e abióticos, como já mencionados na literatura, que interagem e determinam as condições responsáveis pela estrutura e dinâmica populacional observada.

Semelhantes variações na densidade de populações de *Trifolium hirtum* All., também causadas tanto por mortalidade como por natalidade de plantas, foram observadas

por MARTINS & JAIN (1979).

Populações de *Stylosanthes hamata* cv. Verano foram avaliadas em pastagens australianas, com relação a variações demográficas (GARDENER, 1981). A maior parte das plântulas não sobreviveram até a fase adulta, e somente 0,03% delas sobreviveram até o fim do terceiro ano após o estabelecimento. No entanto, as populações de *S. hamata* se mostraram persistentes a longo prazo devido, principalmente, à elevada densidade de sementes no banco de sementes e à rápida regeneração das plantas.

Como já discutido no item 4.4.1, a grande reserva de sementes no solo é uma estratégia adaptativa de espécies colonizadoras ou pioneiras, e não domesticadas, (como é o caso das espécies de *Stylosanthes*), que, em condições naturais, necessitam de um mecanismo que garanta a sua perpetuação e também a manutenção de sua variabilidade genotípica. Na possibilidade de advirem condições extremamente adversas ou acidentes geográficos (fogo, geada, inundação, seca, etc.) que eliminem as plantas adultas do local, o banco de sementes, mantendo intactas as sementes dormentes daquelas plantas, impedirá a extinção das espécies e dos genótipos que compõem a comunidade vegetal (HARPER, 1977).

4.4.4. Avaliação da população de sementes de *Stylosanthes* produzidas pela população de plantas adultas

Na Tabela 47 tem-se os valores de média, desvio padrão, coeficiente de variação, amplitude de variação e densidade de sementes produzidas pelas plantas adultas de *S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa*, amostradas nas áreas de pastagem de Piracicaba (comunidade 1) e São Pedro (comunidade 4), em 1984. Só foi encontrada uma planta-mãe de *S. viscosa* na área de pastagem de Piracicaba. Por essa razão, na Tabela 47 só se tem o valor de densidade para essa espécie em Piracicaba, não sendo possível calcular os demais valores constantes na tabela.

Também foram elaboradas as Figuras 5 e 6 que representam a distribuição de plantas-mães de *S. guianensis* e *S. scabra*, respectivamente, com relação à produção de sementes ocorrida durante o período de março a setembro de 1984 na área de pastagem de Piracicaba. Não foi elaborada figura para *S. viscosa* pelo fato de só haver uma única planta dessa espécie na área amostrada.

Observa-se que as duas figuras apresentam o mesmo padrão de distribuição, ou seja, do total de plantas-mães amostradas a maior parte produziu um reduzido número de sementes, em relação ao total de sementes coletadas para cada espécie. Assim, a produção total de sementes de *S. guianensis* se distribuiu numa amplitude de variação de 1 a

158 sementes. No entanto, do total de plantas amostradas, 62% produziram até um máximo de 20 sementes; enquanto que apenas uma única planta (2%), produziu mais de 140 sementes. Em média, a produção total de sementes de *S. guianensis* foi de 26,54 sementes/planta e a densidade foi de 13,27 sementes/m² (Tabela 47).

Embora em menor número de plantas-mães (27 plantas), a produção total de sementes de *S. scabra* foi quase três vezes maior que a produção de *S. guianensis*, ou seja, na mesma área amostrada, a densidade de *S. scabra* foi de 32,53 sementes/m² e a média foi de 120,48 sementes/planta. Apesar disso, a representação gráfica da distribuição de plantas-mães de *S. scabra* com relação à produção de sementes (Figura 6), é semelhante à figura representativa de *S. guianensis*, isto é, a maior parte (70,37%) das plantas de *S. scabra* produziu uma amplitude de zero a 100 sementes, enquanto que apenas 3,70% do total de plantas (apenas uma planta) produziu mais de 600 sementes.

Os dados relativos à área de pastagem de São Pedro, foram representados graficamente nas Figuras 7, 8 e 9, respectivamente para as espécies *S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa*.

A espécie *S. viscosa* foi a que apresentou maior produção total de sementes, ou seja, 153,66 sementes/m². Em média, as plantas-mães de *S. viscosa* produziram 225,97 sementes/planta, numa amplitude de variação de 4 a 953 sementes. Essa produção de *S. viscosa* foi quase quatro

vezes maior que a produção de *S. scabra* (40,04 sementes/m²) e quase vinte vezes maior que a de *S. guianensis* (7,99 sementes/m²).

A representação gráfica da distribuição de plantas-mães de *S. viscosa* com relação à produção de sementes (Figura 9) é semelhante às Figuras 5 e 6, representativas das espécies *S. guianensis* e *S. scabra*, em Piracicaba. Assim, na Figura 9 observa-se que do total de plantas de *S. viscosa* amostradas, 38,23% produziram uma amplitude de zero a 100 sementes, enquanto que apenas 2,94% (2 plantas) produziram mais de 900 sementes.

As 18 plantas-mães de *S. guianensis* amostradas na área de São Pedro, apresentaram uma amplitude de variação de 5 a 179 sementes, sendo que a média foi de 44,39 sementes/planta, e a densidade foi de 7,99 sementes/m². A Figura 7 indica que, 88,89% das plantas de *S. guianensis* produziram uma amplitude de zero a 100 sementes e que 11,12% produziram uma amplitude de 100 a 180 sementes, apresentando, então, uma distribuição semelhante à observada nas figuras anteriores, ou seja, um grande número de plantas-mães produzem poucas sementes e poucas plantas-mães produzem uma elevada quantidade de sementes.

No caso de *S. scabra*, porém, a distribuição de plantas-mães com relação à produção de sementes difere das demais figuras já descritas. Na Figura 8 observa-se que 16,67% do total de plantas amostradas produziram uma amplitude de zero a 100 sementes. A mesma porcentagem de plantas

(16,67%) produziram de 200 a 300 sementes; e também 16,67% produziram de 300 a 400 sementes. Na mesma figura observa-se que 25% das plantas produziram de 400 a 500 sementes e 24,99% produziram mais de 500 sementes por planta. A amplitude de variação das plantas de *S. scabra* foi de 33 a 899 sementes, sendo que a média foi de 408,58 sementes/planta e a densidade foi de 40,04 sementes/m² (Tabela 47).

Observa-se que há uma variação quanto a produção de sementes tanto entre as espécies de uma mesma área, como também de uma mesma espécie em áreas diferentes. A espécie *S. guianensis*, que é predominante em Piracicaba, produziu uma densidade de 13,27 sementes/m² nessa área de pastagem. Já em São Pedro, a mesma espécie produziu 7,99 sementes/m².

A espécie *S. scabra*, que está presente em ambas as áreas de pastagem, apresentou uma densidade de 32,53 sementes/m² em Piracicaba e 40,04 sementes/m² em São Pedro, não havendo, portanto, uma diferença muito acentuada quanto à produção de sementes entre as duas áreas amostradas. E a espécie *S. viscosa*, que é praticamente inexistente em Piracicaba (apenas uma planta), foi a espécie predominante e de maior produção de sementes, com uma densidade de 153,66 sementes/m², na área de São Pedro.

Essas diferenças observadas parecem confirmar o fato já anteriormente discutido de que cada espécie de *Stylosanthes* apresenta maior adaptabilidade para determinadas condições ambientais. Assim, a espécie *S. guianensis*

parece estar melhor adaptada às condições de Piracicaba e a espécie *S. viscosa* se adapta melhor em São Pedro. É importante observar que ambas as regiões consistem no mesmo tipo de habitat, ou seja, ambas são áreas de pastagem. Portanto, as espécies de *Stylosanthes* presentes nessas áreas estão sujeitas praticamente às mesmas condições de pastoreio (pisoteio animal, defoliação pelo gado, etc.). No entanto, variações de fatores ambientais que ocorrem, principalmente, a nível de microhabitat, devem estar favorecendo uma determinada espécie de *Stylosanthes* em detrimento das outras, em cada área de pastagem estudada.

TRONGKONGSIN & HUMPHREYS (1988) observaram que diferenças de fotoperíodo e temperatura influem no florescimento e frutificação de *S. guianensis*. O deficit de água é outro fator ambiental que influi na produção de sementes; fato que foi observado em várias leguminosas herbáceas, como *Stylosanthes humilis* (FISHER & CAMPBELL, 1977), *Macroptilium atropurpureum* cv. Siratro (HOPKINSON, 1977; KOWITHAYAKORN & HUMPHREYS, 1987) e *Medicago* sp. (CLARKSON & RUSSELL, 1976). Em outra leguminosa forrageira, *Trifolium subterraneum* L., observou-se a influência do boro no desenvolvimento e produção de sementes (DEAR & LIPSETT, 1987).

A variação entre espécies quanto à produção de sementes é explicada por HARPER (1977), segundo a teoria darwiniana, de que, diferenças na capacidade reprodutiva refletem diferenças nos riscos de vida a que estão sujeitas as espécies. Além disso, a seleção natural age no sentido de

favorecer os indivíduos que contribuem com maior número de descendentes para as regiões futuras. Assim sendo, a variabilidade observada, quanto à produção de sementes, entre espécies numa comunidade vegetal, bem como a variabilidade de uma mesma espécie entre comunidades diferentes, além de estar relacionada a vários fatores ambientais deve se constituir numa estratégia adaptativa da própria espécie que está sob a ação da seleção natural no habitat em que se encontra.

Em *S. humilis* BARRIGA (1979) também observou grande variabilidade entre populações quanto à produção de sementes que foi fortemente relacionada ao grau de precocidade. Segundo o autor, a maior parte das populações se caracterizou como estrategista-r.

SOARES (1980) encontrou uma relação entre a distribuição fracionária de energia e o habitat de origem de diferentes populações de *S. guianensis*. Assim, populações que se desenvolvem em ambientes instáveis (como margens de rodovia) tendem a ser mais estrategistas-r, ou seja, apresentam maior esforço reprodutivo do que as populações de habitats mais maduros (como pastagens).

A produção de sementes e distribuição fracionária de energia foram avaliadas em populações naturais de *S. angustifolia* (VIEIRA, 1987). A autora encontrou diferenças entre as populações quanto à porcentagem de sementes produzidas, quanto ao pico de máxima produção de sementes e quanto à distribuição fracionária de energia. Em relação aos

valores de esforço reprodutivo obtidos para outras espécies de *Stylosanthes* (REIS, 1984), a espécie *S. angustifolia* foi classificada como estrategista-r.

No caso das três espécies de *Stylosanthes* (*S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa*) avaliadas nas áreas de pastagem de Piracicaba e São Pedro, observa-se que há grande variação entre as espécies quanto ao esforço reprodutivo, isto é, quanto à capacidade de produção de sementes. Embora não seja possível classificar estas espécies quanto à estratégia adaptativa, uma vez que faltam os dados sobre alocação de energia para estruturas vegetativas, pode-se considerar que as espécies *S. scabra* e *S. viscosa*, tendem a ser mais estrategistas-r quando comparadas com a espécie *S. guianensis*, que tende a ser mais estrategista-K, ou seja, apresenta menor esforço reprodutivo. Esta classificação, embora limitada, está de acordo com os resultados obtidos por REIS (1984), segundo o qual, duas variedades de *S. guianensis* foram caracterizadas como estrategistas-K e *S. scabra* como estrategista-r. A espécie *S. viscosa*, contudo, foi classificada pelo autor também como estrategista-K.

Na Figura 10 tem-se a distribuição do número total de sementes de *S. guianensis* coletadas em cada data de coleta (no período de março a setembro de 1984) na área de Piracicaba. E na Figura 11 tem-se a distribuição do número de plantas-mães de *S. guianensis* que se encontravam com sementes em cada uma das datas de coleta realizadas no mesmo período (março a setembro de 1984), em Piracicaba. As mesmas

representações gráficas foram realizadas para a espécie *S. scabra* coletada em Piracicaba, e estão expressas na Figura 12 (número total de sementes/data de coleta) e na Figura 13 (número de plantas-mães com sementes/data de coleta).

A Figura 10 revela que a produção de sementes de *S. guianensis* não ocorre de maneira uniforme, mas apresenta picos de maior produtividade durante o período de frutificação da espécie. Na figura, o pico de maior produção de sementes ocorreu na data de 02/08/84, com um total de 624 sementes. Esta data coincide com o pico de maior número de plantas de *S. guianensis* com sementes, ou seja, das 50 plantas amostradas, 32 (64%) se encontravam com sementes naquela data da coleta. Essa coincidência, contudo, não ocorreu em outras datas de coleta, ou seja, em algumas datas, houve uma diminuição no número de plantas com sementes, mas o número total de sementes coletadas aumentou, como ocorreu em 12/04/84. Este fato indica que as plantas de *S. guianensis* nessa área de pastagem, apresentam uma variação no seu potencial reprodutivo, isto é, na sua produção de sementes, durante o período de frutificação da espécie, havendo plantas que aumentam e outras que reduzem sua produção, durante o mesmo período.

Para a espécie *S. scabra*, a Figura 12 expressa uma grande desproporção entre a quantidade de sementes produzidas por data de coleta. Assim, na primeira coleta (27/03/84) foram obtidas apenas oito sementes de *S. scabra* e na coleta de 01/06/84, obteve-se o pico de máxima produção

de sementes que foi de 2.134 sementes. Este pico não coincidiu com o pico de maior número de plantas com sementes que ocorreu em 02/08/84, com 14 plantas, ou seja, com 51,85% das plantas amostradas (Figura 13). Também para esta espécie, em algumas datas houve redução no número de plantas com sementes, mas um aumento no número total de sementes coletadas, como ocorreu em 12/04/84, em que apenas uma planta de *S. scabra* produziu maior número de sementes que as duas plantas amostradas em 27/03/84. Há, pois, uma variação na produtividade de cada planta de *S. scabra* durante o período de frutificação da espécie. Como já citado anteriormente, apesar do menor número de plantas amostradas, a produção de sementes de *S. scabra* foi sensivelmente maior que a de *S. guianensis*, na mesma área de pastagem.

A espécie *S. viscosa* não foi representada graficamente, pelo fato de haver apenas uma planta dessa espécie na área amostrada. Esta família de *S. viscosa* também apresentou uma variação na quantidade de sementes produzidas em cada data de coleta, sendo que o máximo de produtividade (53 sementes) foi obtido na segunda coleta (12/04/84).

Para a área de pastagem de São Pedro, as Figuras 14 e 15 expressam respectivamente a distribuição do número total de sementes/data de coleta e do número de plantas-mães com sementes/data de coleta para a espécie *S. guianensis*. A espécie *S. scabra* está representada na Figura 16 (n.º total de sementes/data de coleta) e na Figura 17 (n.º de plantas-mães com sementes/data de coleta). E a espécie *S.*

viscosa está representada nas Figuras 18 (n.º total de sementes/data de coleta) e 19 (n.º de plantas-mães com sementes/data de coleta).

Observa-se que as Figuras 14 e 15 apresentam a mesma configuração, ou seja, há uma estreita coincidência entre a distribuição do número total de sementes e do número de plantas com sementes, de *S. guianensis*, durante o período de frutificação. Nota-se que a produção de sementes dessa espécie ficou concentrada entre os meses de julho a setembro. Embora as 18 plantas amostradas de *S. guianensis* tenham sido observadas desde a primeira coleta realizada em São Pedro (04/04/84), o início da produção de sementes somente ocorreu a partir de meados de julho, e o pico de máxima produção de sementes foi registrado na última coleta realizada em 13/09/84, quando se obteve um total de 437 sementes. Nesta última data (13/09/84) registrou-se também o pico do número de plantas com sementes, com 14 plantas (77,77%) de *S. guianensis*, apresentando sementes.

A espécie *S. scabra* também apresentou a produção de sementes concentrada entre os meses de julho a setembro e o pico de máxima produção ocorreu logo no início da frutificação, tendo sido registrado na coleta de 16/07/84, com 4636 sementes (Figura 16). Não houve variação significativa quanto ao número de plantas de *S. scabra* com sementes entre as coletas de 16/07/84 e 13/09/84. Das 12 plantas de *S. scabra* amostradas, 83,33% (10 plantas) apresentaram sementes em 16/07/84 e 91,66% (11 plantas) apresentaram semen-

tes em 13/09/84 (Figura 17). Estes dados, embora representem um número relativamente pequeno de plantas, indicam que há uma certa uniformidade entre as espécies *S. scabra* e *S. guianensis* quanto à produção de sementes, ou seja, ambas as espécies apresentaram uma produção concentrada em um período relativamente curto e, nesse período, uma alta porcentagem de plantas com sementes.

A espécie *S. viscosa* amostrada na área de São Pedro, apresentou distribuições de número de sementes e de plantas com sementes, bastante diversas das duas espécies já descritas. A Figura 18, que expressa a distribuição do número total de sementes por data de coleta, revela que a produção de sementes de *S. viscosa* ocorreu, de maneira irregular, durante o período de abril a setembro de 1984. A mesma distribuição irregular é observada, no mesmo período, para o número de plantas-mães de *S. viscosa* com sementes (Figura 19). O pico de máxima produção de sementes foi registrado em 13/09/84, com 5242 sementes. Esta data também coincide com o pico de plantas de *S. viscosa* com sementes, que foi de 55 plantas, ou seja, 80,88% do total de plantas amostradas.

Analisando-se conjuntamente as Figuras 18 e 19, observa-se uma estreita correlação entre a distribuição do número total de sementes e a distribuição do número de plantas-mães com sementes durante o período de frutificação de *S. viscosa*. Assim, quando há uma redução no número de plantas com sementes, ocorre também uma drástica redução no número total de sementes coletadas, como foi observado em

04/05/84. Por outro lado, aumentando o número de plantas de *S. viscosa* com sementes, há também um aumento no número total de sementes produzidas por aquela espécie.

Comparando-se as figuras referentes à área de Piracicaba com as referentes à área de São Pedro, observa-se que as três espécies de *Stylosanthes* se apresentaram diferentemente, nas duas áreas amostradas, quanto à distribuição do número de sementes e de plantas-mães com sementes. Para a espécie *S. guianensis* em Piracicaba, o período de frutificação foi de março a setembro de 1984, apresentando uma distribuição irregular durante esse período e um pico de máxima produção de sementes em agosto. O mesmo período e as mesmas características de distribuição foram observadas para o número de plantas de *S. guianensis* com sementes naquela área de pastagem. Em São Pedro, a mesma espécie *S. guianensis* apresentou as distribuições de número de sementes e número de plantas com sementes concentradas no período de julho a setembro, e o pico para ambas as distribuições ocorreu em setembro.

Situação semelhante ocorreu com a espécie *S. scabra*. Em Piracicaba, as distribuições do número de sementes e do número de plantas com sementes ocorreram irregularmente durante o período de março a setembro de 1984, enquanto que em São Pedro, essas distribuições ficaram concentradas entre julho e setembro de 1984. O pico de máxima produção de sementes ocorreu em início de junho em Piracicaba e em meados de julho em São Pedro. O pico de maior número de

plantas de *S. scabra* com sementes ocorreu em início de agosto em Piracicaba e em meados de setembro em São Pedro.

As diferenças apresentadas pelas espécies *S. guianensis* e *S. scabra* entre as áreas de Piracicaba e São Pedro, parecem estar relacionadas às diferenças ambientais que, como já discutido anteriormente, devem ocorrer entre as duas áreas amostradas, inclusive a nível de microhabitat. Variações no fotoperíodo e temperatura, fatores que certamente diferem entre Piracicaba e São Pedro, influem nas fases de florescimento e frutificação de *Stylosanthes*, como já foi citado em vários trabalhos da literatura. Essas diferenças relacionadas às condições ambientais indicam uma tendência de cada espécie de *Stylosanthes* se adaptar, estreitamente, ao habitat em que se encontra; fato que já foi mencionado e discutido anteriormente.

Por outro lado, as diferenças entre as três espécies de *Stylosanthes* presentes numa mesma área (como ocorre em São Pedro), quanto ao período de frutificação e quanto ao pico de máxima produção, podem se constituir num mecanismo estabelecido para evitar a competição entre espécies. Tanto as fases de florescimento como de frutificação exigem, para seu completo desenvolvimento, uma série de recursos ambientais, como luz, temperatura, água, nutrientes do solo, etc. Se as três espécies de *Stylosanthes* apresentassem o mesmo período de florescimento e frutificação, e o mesmo pico de produção de sementes, a competição pelos recursos necessários a essas fases seria muito intensa numa

mesma área. Havendo, pois, diferentes períodos de frutificação e diferentes picos de produção de sementes, a competição entre as espécies de uma mesma área se torna diluída.

A amplitude nos períodos de frutificação, apresentada pelas três espécies de *Stylosanthes* nas áreas de Piracicaba e São Pedro, além de estar relacionada a um possível mecanismo de diluição da competição inter-específica, está também relacionada ao grau de domesticação da espécie. Espécies não domesticadas, como é o caso das espécies de *Stylosanthes*, tendem a apresentar períodos mais amplos de florescimento e frutificação, do que espécies domesticadas, cujas fases de florescimento e frutificação são bastante uniformes e concentradas em um curto período. Períodos mais amplos dessas fases do ciclo vital das plantas, conferem às espécies não domesticadas maiores chances de produção de uma quantidade de sementes que seja suficiente para a formação de gerações subsequentes. Além disso, a produção de sementes em um período mais amplo, protege a espécie de uma possível extinção caso ocorram variações drásticas no ambiente, que resultem na perda das sementes produzidas durante um certo período.

Na literatura, poucos são os trabalhos que apresentam dados sobre o período de florescimento e frutificação em espécies de *Stylosanthes*. Avaliando populações de *S. guianensis* de diferentes procedências, BARROS (1978) observou que a maioria apresentou um período de florescimento bastante longo que se estendeu durante 183 dias após

o plantio das populações no campo.

COSTA & FERREIRA (1984) citam com maior precisão os períodos de florescimento e frutificação de várias espécies e variedades brasileiras de *Stylosanthes*. Os autores observaram variações, quanto àqueles períodos, entre variedades dentro de uma mesma espécie. Assim, *S. guianensis* var. *canescens* apresenta florescimento entre os meses de fevereiro a junho, e frutificação, de meados de março a julho. Para *S. guianensis* var. *microcephala*, os períodos de florescimento e frutificação correspondem aos meses de março a junho e meados de março a junho, respectivamente. E a variedade *S. guianensis* var. *vulgaris* apresenta o período de florescimento de fevereiro a início de setembro e a frutificação de março a fins de setembro. O período de frutificação apresentado pelas plantas de *S. guianensis* coletadas em Piracicaba (Figura 10), se aproxima mais da amplitude apresentada por *S. guianensis* var. *vulgaris*. No entanto, o período de frutificação de *S. guianensis* coletada em São Pedro (Figura 14), não corresponde a nenhuma das variedades avaliadas por COSTA & FERREIRA (1984).

Para a espécie *S. scabra*, os períodos de florescimento e frutificação são relacionados, por COSTA & FERREIRA (1984), como compreendendo os meses de dezembro a julho e de janeiro a agosto, respectivamente. Estes mesmos autores citam para *S. viscosa*, o período de fevereiro a julho para florescimento e de abril a meados de julho para frutificação. Os dados obtidos para frutificação das plantas

de *S. scabra* e *S. viscosa* coletadas em Piracicaba e São Pedro diferem desses dados apresentados por COSTA & FERREIRA (1984).

Também REIS (1984) avaliou a produção de sementes em diversas espécies e variedades de *Stylosanthes*. Para *S. scabra* o autor observou que o início de frutificação ocorreu em março ou abril, e o pico de máxima produção de sementes apicais ocorreu em maio. Os dados obtidos das coletas de *S. scabra* em Piracicaba (Figura 12) estão bastante próximos desses obtidos por REIS (1984). Segundo este autor, o pico de máxima produção de sementes para *S. viscosa* e *S. guianensis* var. *canescens* ocorreu em julho e para *S. guianensis* var. *microcephala* ocorreu em junho. Esses dados, no entanto, diferem dos obtidos das coletas de *S. guianensis* e *S. viscosa* realizadas em Piracicaba e São Pedro.

Como já foi mencionado anteriormente, as variações observadas entre espécies, ou mesmo em uma única espécie entre locais diferentes, quanto ao período de frutificação e ao pico de máxima produção de sementes, se devem, em grande parte, às variações dos habitats onde as espécies se desenvolvem. Provavelmente esta deve ser a razão das diferenças observadas entre os dados da literatura e os dados obtidos das coletas nas áreas de Piracicaba e São Pedro.

As Figuras 20 e 21, representam a porcentagem de sementes, classificadas por coloração, produzidas pelas espécies *S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa*, respectiva-

mente para as áreas de Piracicaba e São Pedro.

Para a área de Piracicaba (Figura 20), as três espécies de *Stylosanthes* apresentaram uma predominância de sementes amarelas. Assim, *S. guianensis* apresentou 93% de sementes amarelas; 6,8% de sementes marrons e 0,2% de sementes pretas. As plantas de *S. scabra* coletadas na mesma área apresentaram 99,1% de sementes amarelas, 0,9% de marrons e 0,06% de pretas. E a única planta de *S. viscosa* encontrada nessa área também apresentou variabilidade na coloração de sementes, sendo que 91,8% das sementes produzidas por essa planta foi de coloração amarela e 8,2% de coloração marrom (nenhuma semente preta foi encontrada nessa planta).

Resultados semelhantes foram obtidos para a área de São Pedro, onde as três espécies de *Stylosanthes* amostradas também produziram em maior número, sementes de coloração amarela. As plantas de *S. guianensis* amostradas nessa área produziram 98,1% de sementes amarelas; 1,9% de marrons e nenhuma semente preta. A espécie *S. scabra* produziu 96,0% de sementes amarelas; 4,2% de marrons e 0,2% de pretas. E as plantas de *S. viscosa* produziram 93% de sementes amarelas, 5,6% de marrons e 1,3% de pretas.

Para o gênero *Stylosanthes* parece haver uma correlação entre a coloração e o grau de germinação da semente. BARRIGA (1979) avaliou o efeito da coloração na germinação de sementes de sete variedades comerciais australianas e uma população natural de Quixeramobim de *Stylosan-*

thes humilis. O autor observou que sementes pardas (ou castanhas claras) apresentaram maior velocidade de germinação quando comparadas com sementes pretas. Estas últimas apresentaram também menor índice de germinação.

Resultados semelhantes foram obtidos por BATTISTIN (1981), que trabalhou com sete diferentes espécies de *Stylosanthes*, entre elas, *S. scabra*, *S. viscosa* e três variedades de *S. guianensis* (var. *canescens*, var. *microcephala* e var. *vulgaris*), originárias de diferentes regiões do Brasil. Em ensaios de germinação, a autora observou que, em todas as espécies avaliadas, as sementes claras germinavam antes que as escuras.

REIS (1984) avaliou a germinação de *S. hamata*, que possui sementes amarelas e marrons, e de *S. humilis*, cujas sementes são de coloração amarela e preta. Para ambas as espécies, a porcentagem de germinação das sementes amarelas foi significativamente maior do que as de outras colorações, e o autor concluiu que a diferença na coloração do tegumento das sementes dessas espécies está associada a diferenças no grau de germinação. A mesma conclusão foi obtida por TULEY (1968) que, trabalhando com *S. guianensis*, observou que sementes mais claras germinavam mais rapidamente que as sementes de outras colorações.

Com os dados já anteriormente obtidos de densidade de sementes do banco de sementes (Tabela 43), densidade de plântulas (Tabela 44 e 45), densidade de plantas adultas (Tabela 46) e densidade de sementes produzidas pelas

espécies de *Stylosanthes* (Tabela 47), pode-se realizar uma avaliação comparativa quanto às variações demográficas ocorridas entre as fases do ciclo vital dessas espécies de *Stylosanthes*.

Para a área de pastagem de Piracicaba (comunidade 1) foi encontrada, no banco de sementes, uma densidade de 712,00 sementes de *Stylosanthes*/m². Na mesma área a densidade de plântulas de *Stylosanthes* foi de 86 plântulas/m² e de 84 plântulas/m², respectivamente nos levantamentos realizados em 15/12/81 e 12/01/82. A densidade total (das três espécies de *Stylosanthes*) de plantas adultas foi de 7,14 plantas adultas/m² em 1980 e 4,21 plantas adultas/m² em 1983. E a densidade total de sementes produzidas pelas três espécies foi de 46,53 sementes/m².

Para a área de pastagem de São Pedro (comunidade 4), os valores de densidade são: 792 sementes de *Stylosanthes*/m² no banco de sementes, 34,40 plântulas/m², 2,45 plantas adultas/m² em 1980 e 6,57 plantas adultas/m² em 1983 e 201,69 sementes/m² produzidas pelas três espécies de *Stylosanthes*.

Em ambas as áreas de pastagem amostradas nota-se que há uma progressiva redução na densidade da população do banco de sementes até a população de plantas adultas. Em seguida, há um aumento na densidade da população de sementes produzidas que, no entanto, é menor que a densidade da população do banco de sementes.

O padrão descrito por estas relações de densidade entre os diferentes estádios do ciclo vital das espécies de *Stylosanthes*, está de acordo com o modelo de dinâmica populacional de plantas descrito por HARPER & WHITE (1970), segundo o qual a história vital de uma comunidade natural descreve quatro fases. Na fase I, ocorre a dispersão de sementes, ou a "chuva" de sementes. Parte destas sementes fica, em estado dormente, compondo o primeiro estágio da história vital da espécie que é a população do banco de sementes. A fase II se refere ao crivo ambiental, ou seja, às condições bióticas e abióticas do ambiente que influem no estabelecimento e desenvolvimento da comunidade vegetal. A fase III é formada pelo segundo estágio da história-vital, ou seja, pela população de plântulas. Esta população é constituída pelas sementes do banco de sementes que germinaram e sobreviveram depois de passarem pelo crivo ambiental da fase II. Dentro dessa população de plântulas ocorre intensa competição pelos recursos ambientais necessários ao desenvolvimento de cada indivíduo. A fase IV é formada pelo terceiro estágio da história vital que é a população de plantas adultas. Esta população é formada apenas pelas plântulas que sobreviveram à competição entre elas. A fase IV envolve o desenvolvimento das plantas adultas até o último estágio da história vital que é a população de sementes produzidas. Esta população iniciará então, um novo ciclo da história vital, partindo novamente da fase I (dispersão de sementes), e passando, sucessivamente, pelas demais fases da

dinâmica populacional de comunidades vegetais.

Todo esse processo da dinâmica populacional, proposto por HARPER & WHITE (1970) resume a sequência de eventos naturais por que passa uma semente desde a sua formação na planta-mãe até o seu desenvolvimento total, originando uma nova planta. Observa-se, então, que os indivíduos da população de sementes produzidas terão diferentes destinos após sua dispersão. Parte dessa população cairá ao solo e irá se incorporar ao banco de sementes, onde permanecerá por tempo indeterminado. Outra parte das sementes produzidas ao cair ao solo poderá germinar imediatamente e se incorporar à população de plântulas. E ainda uma parte da população de sementes produzidas será perdida por uma série de fatores ambientais, como vento, chuva, predação de insetos e patógenos, etc. O fato da população de sementes produzidas apresentar uma densidade maior que a densidade de plantas adultas, como foi observado nas áreas de Piracicaba e São Pedro, parece ser uma resposta da comunidade vegetal a esses diferentes destinos a que está sujeita a semente recém produzida. Assim, em comunidades naturais, a planta adulta tende a produzir um excesso de sementes, de modo que, apesar das perdas que naturalmente ocorrem, sempre haja uma reserva suficiente para garantir a perpetuação da espécie.

A desproporção entre o número de sementes produzidas e a quantidade delas que se estabelece e se desenvolve como plântula e depois como planta adulta, já foi observada em diferentes espécies por SOLBRIG (1980). O autor

cita que em alguns casos, a produção de sementes é da ordem de 10^3 a 10^7 sementes/planta/geração; e que, em algumas espécies há necessidade de se produzir um número de cem mil flores para se obter uma semente apta a desenvolver todas as fases do ciclo vital até a formação de uma planta adulta. SOLBRIG (1980) considera que a seleção natural deve ocorrer muito rapidamente nessa fase de sementes produzidas, eliminando as características indesejáveis e favorecendo as desejáveis em curto espaço de tempo.

Os dados obtidos para as áreas de pastagem de Piracicaba e São Pedro permitiram um entendimento mais amplo dos processos envolvidos na dinâmica populacional das três espécies de *Stylosanthes* estudadas. No entanto, novos dados sobre as variações demográficas entre aquelas populações naturais serão necessários para a total compreensão da estrutura populacional daquelas espécies e dos mecanismos evolutivos que se processam em comunidades naturais.

4.5. Análise das Isoenzimas Esterásicas Entre Famílias de *Stylosanthes* Pelo Método de Eletroforese Horizontal em Gel de Amido

As Figuras 22 e 23 representam os zimogramas das isoenzimas esterásicas, respectivamente para as famílias de *S. guianensis* e *S. scabra* coletadas em Piracicaba, em 1984. Observando-se a Figura 22 nota-se que há uma uniformidade no padrão de bandas das 40 famílias de *S. guianensis*.

Essa espécie apresenta, para as isoenzimas esterásicas, três bandas que migram para o ânodo (1A, 2A, 3A) e três bandas que migram para o cátodo (4A, 5A, 6A).

Já a Figura 23 revela que, para a espécie *S. scabra*, coletada em Piracicaba, em 1984, ocorrem dois diferentes tipos de padrões de bandas. Um padrão (tipo A) é composto de três bandas que migram para o ânodo (1A, 2A, 3A) e uma banda que migra para o cátodo (6A); e o outro padrão (tipo B) é composto das mesmas bandas do anterior, com exceção da banda 1A.

Observando-se as Figuras 24, 25 e 26 que representam os zimogramas das três espécies de *Stylosanthes* coletadas em São Pedro, em 1984, nota-se que as famílias de *S. guianensis* (Figura 24) presentes nessa área apresentaram o mesmo padrão de bandas encontrado para essa espécie em Piracicaba. As doze famílias de *S. scabra* (Figura 25) amostradas em São Pedro apresentaram um único padrão (tipo B) de bandas que também ocorreu em Piracicaba. Na Figura 26 observa-se que todas as famílias de *S. viscosa* coletadas em São Pedro apresentaram um único padrão de bandas, que é o mesmo apresentado pela única família de *S. viscosa* encontrada em Piracicaba (V78). Esse padrão é composto por duas bandas que migram para o ânodo (2A e 3A) e duas bandas que migram para o cátodo (5A e 6A).

Na Figura 35 tem-se os padrões de bandas das isoenzimas esterásicas referentes às três espécies de *Stylosanthes* estudadas, inclusive os dois diferentes tipos (A e

B) de padrões de bandas apresentados pela espécie *S. scabra*.

Para as coletas realizadas em 1986 tem-se as Figuras 27 e 28 representando os zimogramas das famílias de *S. guianensis* e *S. scabra*, respectivamente, coletadas em Piracicaba, em uma área restrita de 100m². Na Figura 27 observa-se que o padrão de bandas apresentado pelas dez famílias de *S. guianensis* é o mesmo encontrado para essa espécie nas coletas de 1984, ou seja, o padrão é composto pelas bandas anódicas 1A, 2A e 3A e pelas bandas catódicas 4A, 5A e 6A.

As oito famílias de *S. scabra* coletadas em Piracicaba em 1986, e representadas na Figura 28, apresentaram um único padrão de bandas, do tipo B, que também foi encontrado nas famílias de *S. scabra* coletadas em Piracicaba, em 1984. Esse padrão é composto pelas bandas anódicas 2A e 3A e pela banda catódica 6A.

A Figura 29 representa o zimograma das iso-enzimas esterásicas para 21 famílias de *S. scabra*, coletadas em 1986 em Piracicaba, em uma área de aproximadamente 275m² (adjacente à área de 100m², cujas famílias estão representadas na Figura 28). A distribuição espacial de *S. scabra* presente nessa segunda área amostrada em Piracicaba (275m²), está representada na Figura 30, onde as plantas estão numeradas de 1 a 60. Foram utilizadas para o ensaio de eletroforese as sementes produzidas pelas plantas de n.º 3, 10, 11, 13, 14, 22, 25, 32, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 48, 50, 51, 52, 57 e 58; que representam, cada uma, uma família

de *S. scabra*. Na Figura 29, observa-se a presença dos dois diferentes tipos (A e B) de padrões de bandas entre essas 21 famílias de *S. scabra*; semelhante à amostragem realizada em Piracicaba em 1984 (Figura 23). Esses dois tipos de padrões estão também localizados na Figura 30, ao lado das respectivas plantas de *S. scabra* que foram amostradas no ensaio de eletroforese. Embora coletadas na mesma data e no mesmo local de pastagem em Piracicaba, as oito famílias de *S. scabra* representadas na Figura 28 apresentaram um único padrão de bandas, provavelmente por se tratar de uma pequena amostragem, coletada numa área restrita (100m^2). Já as famílias representadas na Figura 29, foram coletadas numa área adjacente à anterior, porém maior (aproximadamente 275m^2), o que permitiu uma melhor amostragem da variabilidade presente na espécie *S. scabra*.

Na Figura 31 tem-se a distribuição espacial das colônias das três espécies de *Stylosanthes* estudadas, amostradas em São Pedro, em 1986, em uma área de aproximadamente 1035m^2 . Em cada colônia foram coletadas sementes de plantas individuais (famílias), que foram utilizadas nos ensaios de eletroforese. Nessa área de pastagem de São Pedro, foi encontrada uma planta de *S. scabra* com sementes que não estava em colônia, mas isolada, e que também foi amostrada para os ensaios de eletroforese, representando, assim, uma família (1i).

Os zimogramas das isoenzimas esterásicas para as famílias coletadas nas colônias amostradas em São Pedro,

estão representados nas Figuras 32, 33 e 34, respectivamente para as espécies *S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa*. Observa-se que os padrões de bandas encontrados para cada espécie correspondem aos padrões já anteriormente encontrados nas coletas realizadas em 1984. Não houve variabilidade entre colônias de uma mesma espécie quanto ao padrão de bandas das isoenzimas esterásicas. As famílias de *S. scabra* coletadas em quatro diferentes colônias apresentaram um único padrão de bandas (Figura 33), semelhante ao encontrado para as famílias dessa espécie coletadas em São Pedro, em 1984.

Analisando-se todos esses zimogramas das isoenzimas esterásicas, nota-se que há variações quanto ao número e padrão de bandas entre as três diferentes espécies de *Stylosanthes*. Para cada espécie, porém, o padrão de bandas permaneceu constante em ambas as regiões amostradas, nos dois anos de coleta, tanto em famílias coletadas individualmente como nas coletadas em colônias. A única espécie que apresentou dois diferentes padrões de bandas para isoenzimas esterásicas foi *S. scabra*. No entanto, essa variabilidade parece estar relacionada às condições ambientais de Piracicaba, pois, nos dois anos de coleta essa variação no padrão de bandas ocorreu apenas naquela área de pastagem. As famílias de *S. scabra* coletadas em São Pedro, tanto em 1984 como em 1986, apresentaram sempre um único padrão de bandas.

A diferença entre os dois tipos de padrões de bandas apresentados por *S. scabra* se refere à banda anódica

1A (RM=0,3), isto é, esta banda está presente em um dos padrões e ausente em outro. A Tabela 48 apresenta a porcentagem de ocorrência da banda anódica 1A nas famílias de *S. scabra* coletadas em Piracicaba e São Pedro, nos anos de 1984 e 1986. Observa-se que a ocorrência dessa banda se dá apenas na região de Piracicaba, em frequências que variaram de 43,48% em 1984, a 27,59% em 1986. Houve, pois, uma sensível diminuição da frequência dessa banda no período de dois anos. Na região de São Pedro essa banda é ausente e observa-se um monomorfismo com relação ao padrão isoenzimático, entre as famílias amostradas nessa região.

O polimorfismo da banda 1A observado entre as famílias de *S. scabra* coletadas em Piracicaba, como já citado anteriormente, deve estar relacionado às condições ambientais específicas daquela região. Já foi observado por MARCON (1988) em populações naturais de *Stylosanthes humilis* que o polimorfismo isoenzimático é função da variação ambiental. MARTINS (1977) e MARTINS & JAIN (1979, 1980) encontraram significativa divergência genética para polimorfismos isoenzimáticos entre populações naturais de *Trifolium hirtum* em diferentes áreas da Califórnia. Trabalhando com populações de *Taraxacum officinale*, SOLBRIG & SIMPSON (1974), concluíram que o polimorfismo isoenzimático observado entre as populações refletia a adaptação das mesmas a diferentes níveis de perturbação dos habitats de origem.

As populações de *S. scabra* presentes em Piracicaba apresentam, pois, maior variabilidade genética, do

que as populações da mesma espécie presentes em São Pedro, que apresentaram monomorfismo isoenzimático. Esta diferença no nível de variabilidade genética, pode ser devida a fatores da seleção natural que age diferencialmente nas duas regiões amostradas. No caso de São Pedro, o monomorfismo isoenzimático apresentado pelas famílias de *S. scabra* pode também ser devido ao efeito do fundador, que provoca a deriva genética. Nessa região a densidade de *S. scabra* é menor que a encontrada em Piracicaba, como já foi observado na Tabela 46. A colonização da área de pastagem de São Pedro deve ter sido realizada por uma população de *S. scabra* geneticamente uniforme, ou de menor variabilidade genética que as populações dessa espécie que colonizaram a área de Piracicaba. O efeito do fundador também foi detectado por MARCON (1988) em populações marginais de *S. humilis*, empregando dados de variação isoenzimática, entre outros.

A presença de polimorfismo isoenzimático em *S. scabra* também foi detectada por STACE (1982) que trabalhou com o sistema enzimático ADH. A origem do polimorfismo não foi esclarecida, mas a autora sugere que alguma forma de hibridação, ocorrida durante a fase de multiplicação da semente, possa ter ocasionado aquela variação isoenzimática.

A Figura 35, já mencionada anteriormente, apresenta os padrões de bandas das isoenzimas esterásicas para as três espécies de *Stylosanthes* estudadas no presente trabalho. Observa-se que as variações entre as espécies, com relação aos padrões isoenzimáticos, ocorrem devido a pre-

sença ou ausência de seis diferentes bandas esterásicas. Essas variações indicam que as bandas das isoenzimas esterásicas, para essas três espécies de *Stylosanthes*, são bandas polimórficas.

A Tabela 49 apresenta a porcentagem de ocorrência das seis bandas das isoenzimas esterásicas, nas três espécies de *Stylosanthes* coletadas nas regiões de Piracicaba e São Pedro, nos anos de 1984 e 1986. Como se pode observar pelos dados da tabela, as espécies *S. guianensis* e *S. viscosa* são altamente monomórficas com relação ao padrão de bandas esterásicas. A diferença nos padrões dessas duas espécies se dá pela ausência, em *S. viscosa*, da banda anódica 1A (RM=0,3) e da banda catódica 4A (RM=0,2). As demais bandas (2A, 3A, 5A e 6A) aparecem numa frequência de 100% nas duas espécies.

O alto grau de monomorfismo genético observado para as espécies *S. guianensis* e *S. viscosa* pode ser devido, como já discutido anteriormente, ao efeito do fundador que causa a deriva genética, isto é, a colonização das áreas de pastagem de Piracicaba e São Pedro deve ter ocorrido com poucos indivíduos, apresentando restrita variabilidade genética. Esta deve ter sido também a causa do monomorfismo isoenzimático observado nas populações de *S. scabra* presentes em São Pedro. O monomorfismo genético tende a se acentuar e se fixar em populações pequenas que se distribuem espacialmente em colônias, como é o caso dessas populações de *Stylosanthes*.

O estudo do controle genético de isoenzimas em populações naturais de plantas, como é o caso de *Stylosanthes*, é de fundamental importância para a elucidação de vários pontos da citogenética, genética da fisiologia e desenvolvimento, genética de populações e outras ciências afins. Além disso, o conhecimento do controle genético de isoenzimas pode permitir a identificação de genomas diferentes, bem como a verificação do grau de endo e exo-cruzamento de uma população em condições naturais.

Os dados do presente trabalho ainda são restritos e parciais, havendo a necessidade de se dar continuidade a estes ensaios preliminares. Estes poucos dados, os primeiros para estas espécies de *Stylosanthes*, contudo, já permitem levantar algumas considerações sobre a variabilidade genética inter e intra-específica, em comunidades naturais de pastagem.

5. CONCLUSÕES

Os resultados obtidos no presente trabalho permitem levantar as seguintes conclusões:

1) Não houve variação no padrão de distribuição espacial das espécies *S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa*, nas duas áreas de pastagem amostradas em Piracicaba (SP) e São Pedro (SP), após um período de três anos. As espécies mantiveram, após aquele período, o modelo colonial de distribuição espacial.

2) Na maioria das comunidades naturais de *Stylosanthes* houve uma condição de anisopleitia na representação das três espécies estudadas, isto é, houve uma desigualdade na proporção de cada espécie em cada comunidade. A predominância de cada espécie numa determinada região deve estar relacionada às condições ecológicas específicas daquela região.

3) Com relação às combinações de planta base/primeiro, segundo e terceiro vizinhos mais próximos para a maioria das comunidades naturais de *Stylosanthes* amostradas, a formação dos pares de vizinhança não foi independente ou casual, mas houve uma associação preferencial entre as três espécies estudadas. Essa associação ocorreu entre plantas da mesma

espécie, ou seja, há uma tendência das três espécies de *Stylosanthes* se excluírem umas às outras, evitando assim, uma competição inter-específica.

4) O nível de segregação das três espécies de *Stylosanthes* variou no tempo, entre as diferentes comunidades amostradas e entre os três tipos de combinações de vizinhança (primeiro, segundo e terceiro vizinhos mais próximos). Essas variações devem estar relacionadas às variações de tempo e espaço que ocorrem tanto entre como dentro de cada comunidade amostrada.

5) O banco de sementes presente nas duas áreas de pastagem amostradas (Piracicaba e São Pedro) é bastante diversificado, sendo composto de sementes das três espécies de *Stylosanthes* estudadas e de diversas espécies invasoras, cujas sementes se encontram agregadas no solo. As sementes de *Stylosanthes* presentes no banco do solo possuem alta porcentagem de dormência exógena. A manutenção de uma porcentagem de sementes dormentes no solo vem a ser uma estratégia adaptativa da comunidade vegetal para a preservação das espécies e da variabilidade genética das mesmas.

6) A partir da população do banco de sementes até a população de plantas adultas, há uma gradativa redução no número de indivíduos que compõem cada estágio do ciclo vital das espécies de *Stylosanthes*, em ambas as áreas de pastagem amostradas. O número de indivíduos aumenta na população de sementes produzidas, cuja densidade é maior que a da população de plantas adultas; no entanto é menor que a da popu-

lação do banco de sementes. O padrão descrito pelas relações de densidade dos diferentes estádios do ciclo vital das espécies de *Stylosanthes* segue as etapas do modelo de dinâmica populacional de plantas descrito por HARPER & WHITE (1970), que resume a sequência de eventos naturais por que passa uma semente, desde a sua formação na planta-mãe até o seu desenvolvimento como planta adulta.

7) Há variações quanto ao número e padrão de bandas das isoenzimas esterásicas entre as três diferentes espécies de *Stylosanthes*. Para cada espécie, porém, há uma constância no padrão de bandas em ambas as regiões amostradas, nos dois anos de coleta, tanto em famílias coletadas individualmente, como nas coletadas em colônias; com exceção da espécie *S. scabra* que apresenta polimorfismo com relação ao padrão de bandas esterásicas, entre as famílias originárias de Piracicaba.

8) O monomorfismo isoenzimático presente em *S. scabra* originária de São Pedro e em *S. guianensis* e *S. viscosa* coletadas em ambas as regiões amostradas, deve estar relacionado ao efeito do fundador, que causa deriva genética, ou seja, a colonização das áreas de pastagem de Piracicaba e São Pedro deve ter ocorrido com poucos indivíduos, apresentando restrita variabilidade genética.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAHAMSON, W.G. & GADGIL, M. Growth form and reproductive effort in goldenrods (*Solidago*, Compositae). *American Naturalist*. Chicago, 107: 651-661, 1973.
- ABRAHAMSON, W.G. Patterns of resource allocation in wild flower populations of fields and wood. *American Journal of Botany*. Columbus, 66: 71-79, 1979.
- ACIKGOZ, E. & RUMBAUGH, M.D. Variation in seed and seedling traits of common vetch *Vicia-sativa*. *Canadian Journal Plant Science*, 58(2): 511-514, 1979.
- ALEXANDER, H.M. & WULFF, R. Experimental ecological genetics in *Plantago*. X. The effects of maternal temperature on seed and seedling characters in *P. lanceolata*. *Journal of Ecology*, 73(1): 271-282, 1985.
- ANDRADE, R.P. de; THOMAS, D.; FERGUSON, J.E. Seed production of pasture species in a tropical savanna region of Brazil. 1. Legumes. *Tropical Grasslands*, 17: 54-59, 1983.
- ARGEL, P.J. & HUMPHREYS, L.R. Climatic influences during flowering on seed dormancy and seed formation of *Stylosanthes hamata* cv. Verano. *Proc. Intl. Grassl. Congr. XIV*: 384-386. 1981.

- ARGEL, P.J. & HUMPHREYS, L.R. Environment effects on seed development and hardseededness in *Stylosanthes hamata* cv. Verano; I. Temperature. *Australian Journal Agriculture Research*, Melbourne, 34: 261-270, 1983.
- ARNOLD, G.W. & ANDERSON, G.W. The influence of nitrogen level, rainfall, seed pools and pasture biomass on the botanical composition of annual pastures. *Australian Journal Agriculture Research*, Melbourne, 38(1): 339-354, 1987.
- ASHRI, A. Evaluation of the world collection of safflower *Carthamus tinctorius* L. I. Reaction to several diseases and associations with morphological characters in Israel. *Crop Science*, 11: 253-257, 1971.
- BAKER, H.G. & STEBBINS, G.L. The genetics of colonizing species. Academic Press, N. York. (eds), 1965.
- BALLARD, L.A.T. Strophliolar water conduction in seeds of the trifoleae induced by action on the testa at non-strophliolar sites. *Australian Journal of Plant Physiology*, 3: 465-469, 1976.
- BALLARD, L.A.T.; NELSON, S.O.; BUCHWALD, T.; STETSON, L.E. Effects of radio frequency electric fields on permeability to water some legume seeds with special reference to strophliolar conduction. *Seed Science and Technology*, 4: 257-274, 1976.
- BARRIGA, J.P. Autoecologia de *Stylosanthes humilis* HBK: avaliação da variabilidade morfológica e estudos da biologia da semente. Piracicaba, 1979 (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).

- BARROS, L.M. Avaliação da variabilidade de caracteres agromômicos em populações de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. Piracicaba, 1978. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- BASKIN, J.M. & BASKIN, C.C. Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology. *American Journal of Botany*, 74(5): 634, 1987.
- BATTISTIN, A. Estudo biossistemático de diferentes taxons do gênero *Stylosanthes* Sw. (Leguminosae - Papilionoideae). Piracicaba, 1981. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- BATTISTIN, A. Morfologia floral e biologia da reprodução de cinco espécies de *Centrosema* (D.C.) Benth. (Leguminosae - Papilionoideae). Piracicaba, 1983. (Doutorado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- BATTISTIN, A. & MARTINS, P.S. Chromosome number of seven species and three varieties of the genus *Stylosanthes* Sw. (Leguminosae-Papilionoideae). *Revista Brasileira de Genética*, 10(3): 599-602, 1987.
- BATTISTIN, A. & MARTINS, P.S. Variability in morphological characters of different taxons of the genus *Stylosanthes* Sw. (Leguminosae-Papilionoideae). *Revista Brasileira de Genética*, 11(1): 111-121, 1988.
- BAWA, K.S. & OPLER, P.A. Spatial relationships between staminate and pistillate plants of dioecious tropical forest trees. *Evolution*, 31: 64-68, 1977.
- BEWLEY, J.D. & BLACK, M. Seeds; physiology of development and germination. New York, Plenum Press, 1985. 367 p.

- BLACK, M. Seed germination and dormancy. *Science Progress*, Oxford, 58: 379-393, 1970.
- BOGDAN, A.V. Tropical pasture and fodder plants (Grand and Legumes). Longman, London and N. York, 475 p. 1977.
- BRANDÃO, M.; COSTA, N.M.S. & SCHULTZE-KRAFT, R. *Panciflora*: uma nova variedade de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) sw. Anais do XXXVI Congresso Nacional de Botânica, Sociedade Botânica do Brasil, Curitiba (PR), 1985.
- BRENCHLEY, W.E. & WARINGTON, K. The weed seed population of arable soil. I. Numerical estimation of viable seeds and observations on their natural dormancy. *Journal of Ecology*, 18: 235-272. 1930.
- BRENCHLEY, W.E. & WARINGTON, K. The weed seed population of arable soil. III. The re-establishment of weed species after reduction by fallowing. *Journal of Ecology*, 24: 479-501. 1936.
- BRETTING, P.K.; GOODMAN, M.M.; STUBER, C.W. Karyological and isozyme variation in west Indian and allied American mainland races of maize. *American Journal of Botany*, 74(11): 1601-1613, 1987.
- BROLMANN, J.B. Germination studies in *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. *Proceedings of Soil and Crop Science Society of Florida*, 34: 117-119, 1975.
- BROWER, J.E. & ZAR, J.H. *Field & Laboratory Methods for General Ecology*. 2^a ed., Iowa, 226 p., 1984.
- BROWN, A.H.D. Isozymes, plant population, genetic structure and genetic conservation. *Theor. Appl. Genet.*, 52: 145-157. 1978.

- BURNQUIST, W.L. Avaliação da tolerância ao alumínio em diferentes populações de *Stylosanthes quianensis* (Aubl.) Sw. Piracicaba, 1984. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- BURT, R.L.; EDYE, L.A.; GROF, B.; WILLIAMS, R.J. Assessing the agronomic potencial of genus *Stylosanthes* in Australia. Int. Grass. Confr., II, Queensland. Proceedings, Australia, 1970.
- BURT, R.L.; EDYE, L.A.; GROF, B.; WILLIAMS, W.T.; NICHOLSON, C.H.L. Numerical analysis of variation patterns in the genus. Australian Journal Agricultural Research, 22: 737-757. 1971.
- BURT, R.L. Natural variation in *Stylosanthes*. In: STACE, H.M. & EDYE, L.A. (eds). The Biology and Agronomy of *Stylosanthes*. Australia, 103-124, 1984.
- CAMERON, D.F. Flowering in townsiville lucerne (*Stylosanthes humilis* H.B.K.). 1- Studies in controlled environments. Australian Journal of Agriculture and Animal Husbandry, 7: 489-494, 1967.
- CAMERON, D.F. & MANNETJE, L. Effects of photoperiod and temperature on flowering of twelve *Stylosanthes* species. Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry, 17: 417-423, 1977.
- CAMERON, D.F.; HUTTON, E.M.; BROLMANN, J.B. Plant breeding in *Stylosanthes*. In: STACE, H.M. & EDYE, L.A. (eds). The Biology and Agronomy of *Stylosanthes*. Australia. 589-606, 1984.
- CHIPPINDALE, H.G. & MILTON, W.E.J. On the viable seeds present in the soil beneath pastures, J. Ecol. 22: 508-531. 1934.

- CHOW, K.H. Morphological variation and breeding behavior of some tropical and subtropical legumes. Dissertation Abstracts International-B, Michigan, 32(8): 4332-3, 1972.
- CLARKSON, N.M. & RUSSELL, J.S. Effect of water stress on the phasic development of annual *Medicago* species. *Australian Journal of Agriculture Research*, 27: 227-34, 1976.
- COSTA, N.M.S. & FERREIRA, M.B. O gênero *Stylosanthes* no Estado de Minas Gerais. Belo Horizonte, EPAMIG, 1977. 38p.
- COSTA, N.M.S. & FERREIRA, M.B. Some Brazilian species of *Stylosanthes*. In: STACE, H.M. & EDYE, L.A., (eds). The biology and agronomy of *Stylosanthes*. Academic Press, New York, 23-48, 1984.
- DAVIS, R.D.; IRWIN, J.A.G.; CAMERON, D.F.; SHEPHERD, R.K. Epidemiological studies on the anthracnose diseases of *Stylosanthes* spp. caused by *Colletotrichum alloeosporioides* in North Queensland and pathogenic specialization within the natural fungal populations. *Australian Journal Agricultural Research*, 38: 1019-1032, 1987.
- DEAR, B.S. & LIPSETT, J. The effect of boron supply on the growth and seed production of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.). *Australian Journal Agricultural Research*, 38(3): 537-546, 1987.
- DELACHIAVE, M.E.A. Efeito de diferentes potenciais da água sobre alguns aspectos fisiológicos da germinação de sementes de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. São Carlos, 1984. (Doutorado - Universidade Federal de São Carlos).
- DIRZO, R. & SARUKHAN, J. Perspectives on Plant Population Ecology. Sunderland, USA, 478p., 1984.

- DONNELLY, E.D. Persistence of hard seed in *Vicia hines* derived from inter-specific hybridization. *Crop Science*, 10: 661-662. 1970.
- DUFFEY, E.; MORRIS, M.G.; SHEAIL, J. Grassland ecology and wildlife management. Chapman and Hall, London, 1974.
- DURING, C. & McNAUGHTON, K.J. Effects of cow urine on growth of pasture and uptake of pasture and uptake of nutrients. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 4: 591-605, 1961.
- DUKE, S.H. & KAKEFUDA, G. Role of the testa in preventing cellular rupture during imbibition of legume seeds. *Plant Physiology*, 67: 449-456, 1981.
- EAGLES, H.A. & HARDACRE, A.K. Genetic variation in maize *Zea mays* for germination and emergence at 10 celcius. *Euphytica*, 28(2): 287-296, 1979.
- EDYE, L.A. & CAMERON, D.G. Prospects for *Stylosanthes* improvement and utilization. In: STACE, H.M. & EDYE, L.A. (eds). *The Biology and Agronomy of Stylosanthes*. Australia, 571-587, 1984.
- EDYE, L.A. Potential of *Stylosanthes* for improving tropical grasslands. *Outlook on Agriculture*, 16(3): 124-130, 1987.
- EGLEY, G.H. Seed coat impermeability and germination of showy crotalaria (*Crotalaria spectabilis*) seeds. *Weed Science*, 17: 355-361, 1979.
- EMLEN, J.M. Ecology: an evolutionary approach. Reading (Mass) Addison-weley, 1973.

- FENNER, M. A bioassay to determine the limiting minerals for seeds from nutrient deprived *Senecio vulgaris* plants. *Journal of Ecology*, 74: 497-506, 1986.
- FERREIRA, M.B. & COSTA, N.M.S. O gênero *Stylosanthes* no Brasil. EPAMIG, Belo Horizonte, 1979.
- FISHER, M.J. & CAMPBELL, N.A. The influence of water stress on the growth and development of Townsville stylo (*Stylosanthes humilis*) in pure ungrazed swards at Katherine, N.T. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry*, 17: 598-606, 1977.
- FROST, S. Flavonoid patterns and phylogeny of barley. *Heredity*, 79: 133-142. 1975.
- GADGIL, M. & SOLBRIG, D.T. The concept of r and k selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *American Naturalist*. Chicago, 106: 14-31, 1972.
- GARBUTT, K. & WITCOMBE, J.R. The inheritance of seed dormancy in *Sinapis arvensis* L. *Heredity*, 56: 25-31, 1986.
- GARDENER, C.J. Mechanisms regulating germination in seeds of *Stylosanthes*. *Australian Journal Agricultural Research*, Melbourne, 26: 281-294. 1975.
- GARDENER, C.J. Seedling growth characteristics of *Stylosanthes*. *Australian Journal of Agriculture Research*, 29: 803-813, 1978.
- GARDENER, C.J. Tolerance of perennating *Stylosanthes* plants to fire. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry*, 20: 587-593, 1980.

- GARDENER, C.J. Population dynamics and stability of *Stylosanthes hamata* cv. Verano in grazed pastures. *Australian Journal Agricultural Research*, 32: 63-74, 1981.
- GILBERT, M.A. & SHAW, K.A. The effect of heat treatment and hardseedness of *Stylosanthes scabra*, *S. hamata* cv Verano e *S. viciosa* CPI 34904. *Tropical Grasslands*, Brisbane, 31(3): 171-175, 1979.
- GREIG-SMITH, P. Quantitative plant ecology. Butterworths, London, 1957.
- GRIFFIN, J.D. & PALMER, R.G. Inheritance and linkage studies with five isozyme loci in soybean. *Crop Science*, 27(5): 885-892, 1987.
- GROF, B.; HARDING, W.A.T.; WOOLCOCK, R.F. Effects of cutting on three ecotypes of *Stylosanthes guianensis*. *Int. Grass. Congr., II*, Queensland. Proceedings, 1970.
- GROF, B.; SCHULTZE-KRAFT R.; MÜLLER, F. *Stylosanthes capitata* Vog., some agronomic attributes and resistance to anthracnose (*Colletotrichum gloeosporioides* Penz). *Tropical Grasslands*, 13: 28-37, 1979.
- HARPER, J.L. Factors controlling plant numbers. In: HARPER, J.L. (ed.). *The Biology of Weeds*, Oxford. Blackwell Scientifics Publications, 1960.
- HARPER, J.L. Establishment aggression and cohabitation in weedy species. In: BAKER, H.G. & STEBBINS, G.L. (eds). *The Genetics of Colonizing Species*, New York, Acad. Press, 1965.
- HARPER, J.L. A darwinian approach to plant ecology. *Journal of Ecology*. Oxford, 55: 247-270, 1967.

- HARPER, J.L. Population biology of plants. Academic Press, 892p. 1977.
- HARPER, J.L.; McNAUGHTON, I.H.; OBEID, M. The comparative biology of closely related species living in the same area. *New Phytology*, 61: 175-188. 1962.
- HARPER, J.L. & OGDEN, J. The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. *Journal of Ecology*, 58: 681-698. 1970.
- HARPER, J.L.; WILLIAMS, J.T.; SAGAR, G.R. The behaviour of seeds soil. I. The heterogeneity of soil surface and its role in determining the establishment of plants from seed. *Journal of Ecology*, 53: 273-286. 1965.
- HARPER, J.L. & WHITE, J. The dynamic of plant populations. Proc. Adv. Study Inst. Dynamics numbers Pop., Dostrebek: 41-63. 1970.
- HARPER, J.L. & BENTON, R.A. The behaviour of seeds in soil, part 2. The germination of seeds on the surface of a water supplying substrate. *Journal of Ecology*, 54: 151-166, 1966.
- HARVEY, B.M.R. & OAKS, A. The hydrolysis of endosperm protein in *Zea mays*. *Plant Physiology*, 53: 453-457, 1974.
- HODGKINSON, K.C. & WILLIAMS, O.B. Adaptation to grazing in forage plants. In: MOIVOR, J.G. & BRAY, R.A. (eds). *Genetic Resources of Forage Plants*. CSIRO, Melbourne, 85-100, 1983.
- HOLM, A.M.R. Laboratory procedures for germination Townsville stylo seed pods. *Journal of the Australian Institute*

- of Agricultural Science, Melbourne, 39: 75-76. 1973.
- HOPKINSON, J.M. Siratro seed production. *Tropical Grasslands*, 11: 33-9, 1977.
- HUBBY, J.L. & LEWONTIN, R.C. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. *Genetics*, 54: 577-594. 1966.
- HUMPHREYS, L.R. Environmental adaptation of tropical pasture plants. London, 261p., 1981.
- HUNTER, R.L. & MARKERT, C.L. Histochemical demonstration of enzymes separated by zone electrophoresis in starch gels. *Science*, 125: 1294-1295. 1957.
- HUSSAIN, A.; RAMIREZ, H.; BUSHUK, W.; ROCA, W. Identification of cultivars of forage legume (*Desmodium ovalifolium* Guill et Perr.) by their electrophoretic patterns. *Canadian Journal of Plant Science*, 67(3): 713-717, 1987.
- HUTTON, E.M. The contribution of research to the development of Australian pastures. International Grassland Congress, II, Queensland, Proceedings, 1970.
- IGLESIAS, L.; LIMA, H.; SIMON, J.P. Isoenzyme identification of zygotic and nucellar seedlings in Citrus: *Journal of Heredity*, 65: 81-84. 1974.
- IMRIE, D.C. Effect of seed size germination and seedling yield of *Desmodium*. *SABRAO Newsletter*, Australia. 4(2): 85-9, 1972.
- JAIN, S.K. Comparative ecogenetics of two *Avena* species occurring in Central California. *Evolutionary Biology*. New York. 3: 73-118. 1969.

- JAIN, S.K. Inheritance and population genetics of four marker traits in rose clover. *Journal of Heredity*, 68: 48-52, 1977.
- JAIN, S.K. Variation and adaptive role of seed dormancy in some annual grassland species. *Botanical Gazette*, 143(1): 101-106, 1982.
- JAIN, S.K. & MARTINS, P.S. Ecological genetics of the colonizing ability of rose clover (*Trifolium hirtum* All.). *American Journal of Botany*. 66(4): 361-366, 1979.
- JAIN, S.K. & SINGH, R.S. Population biology of *Avena*. VII. Allozyme variation in relation to the genome analysis. *Bot. Gaz.* 140(3): 356-362. 1979.
- JAIN, S.K.; WU, L.; VAIDYA, K.R. Levels of morphological and allozyme variation in Indian amaranths: a striking contrast. *Journal of Heredity*, 71: 283-285. 1980.
- JANZEN, D.H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*. Chicago, 104: 501-528. 1970.
- JARAMILLO, E.A.M. Comportamento e variabilidade de caracteres agronômicos em populações de *Centrosema pubescens* Benth. (*Leguminosae*). Piracicaba, 1981. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- KELLY, K.M. & VAN STADEN, J. Effect of acid-scarification and seedling vigour of *Aspalathus Linearis*. *Journal of Plant Physiology*, 121: 37-45, 1985.
- KERSHAW, K.A. Quantitative and dynamic plant ecology. 2nd ed. New York, American Elsevier, p. 1-37, 104-127. 1973.

- KOEBNER, R.M.D. Genetic control of dipeptidase in the *Triticeae*. *Theoretical and Applied Genetics*, 74(3): 387-390. 1987.
- KOWITHAYAKORN, L. & HUMPHREYS, L.R. Influence of water stress on flowering and seed production of *Macroptilium atropurpureum* cv. Siratro. *Annals of Botany*, 59: 551-557, 1987.
- LEVIN, D.A. Spatial segregation of pins and thrums in populations of *Hedyotis nigricans*. *Evolution*, 28: 648-655, 1974.
- LIVINGSTONE, R.B. Influence of birds, stones and soil on the establishment of pasture juniper and red cedar in New England pastures. *Ecology*, 53: 1141-1147, 1972.
- LOUDA, S.M. Variation in seed predation and its implications for seed bank dynamics. *American Journal of Botany*, 74(5): 636, 1987.
- MacARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. *The theory of island biogeography*, Princeton, N. York. 1967.
- McNAUGHTON, S.J. & WOLF, L.L. *General ecology*. New York, Holt Rinehard and Winston, p. 71-77. 1973.
- MAJOR, J. A functional factorial approach to plant ecology. *Ecology*, vol. 32, 3: 392-412. 1951.
- MALUF, A.M. Avaliação da variabilidade intra e interpopulacional para tolerância de alumínio em leucena (*Leucaena Leucocephala* (Lam.) de Wit.) Piracicaba, 1984. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).

- MANNING, J.C. & VAN STADEN, J. The role of the lens in seed imbibition and seedling vigour of *Sesbania punicea* (Cav.) Benth. (Leguminosae : Papionoideae). *Annals of Botany*, 59(6): 705-713, 1987.
- MARCON, G. Estrutura Genética de Populações de *Stylosanthes humilis* H.B.K. (Leguminosae) de Três Regiões Ecogeográficas do Estado de Pernambuco. Piracicaba, 1988. (Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- MARSH, R. & CAMPLING, R.C. Fouling of pastures by dung. *Herbage Abstracts*, 40: 123-130, 1970.
- MARSHALL, D.R. & JAIN, S.K. Seed predation and dormancy in the population dynamics of *Avena fatua* and *A. barbata*. *Ecology*, 51(5): 886-891, 1970.
- MARSHALL, D.R. & BROWN, H.D. The charge-state model of protein polymorphism in natural populations. *Journal Mol. Evol.* 6: 149-163. 1975.
- MARSHALL, D.R. & JAIN, S.K. Cohabitation and relative abundance of two species of wild oats. *Ecology*, 48: 656-659. 1967.
- MARSHALL, D.R. Effect of seed size on seedling success in three species of *Sesbania* (Fabaceae). *American Journal of Botany*, 73: 457-64, 1986.
- MARTIN, J.N. & WATT, J.R. The strophiole and other seed structures associated with hardness in *Melilotus alba* L. and *M. officinalis* Willd. *Iowa State Journal of Science*, 18: 457-469, 1944.
- MARTINS, P.S. Genetics and ecology of colonizing ability of rose clover (*Trifolium hitum* All.). Davis, 1982. (Ph. D. University of California).

- MARTINS, P.S. Biologia de populações de leguminosas herbáceas brasileiras. Resumos do 1^o Colóquio sobre Citogenética e Evolução de Plantas: 18, 1984.
- MARTINS, P.S. Aspectos da Biologia de populações de leguminosas herbáceas brasileiras. In: AGUIAR PERECIN, M.L.R.; MARTINS, P.S.; BANDEL, G., (eds). Tópicos de citogenética e evolução de plantas. São Paulo, FEALQ, p. 173-184, 1985.
- MARTINS, P.S. Estrutura populacional, fluxo gênico e conservação "in situ". IPEF 35: 71-78, 1987.
- MARTINS, P.S. Preservação e genética evolutiva. Anais do Encontro sobre Recursos Genéticos. FCAV/UNESP, Jaboticabal, 1988.
- MARTINS, P.S. & JAIN, S.K. Role of genetic variation in the colonizing ability of rose clover (*Trifolium hirtum* All.). *American Naturalist*, 114: 591-595, 1979.
- MARTINS, P.S. & JAIN, S.K. Interpopulation variation in rose clover in a recently introduced species in California rangelands. *Journal of Heredity*, 71 29-32, 1980.
- MARTINS, P.S. & VELLO, N.A. Performance and variability of agronomic characters in populations of *Stylosanthes guianensis* (Aubl) Sw. International Grassland Congress, 14, Lexington, 196-198, 1983.
- MASTROCOLA, M.A. & LIMA, M.H. Efeito de baixa temperatura na quebra de dormência de sementes de cinco leguminosas forrageiras. *Zootecnia*. Nova Odessa, 17(3): 189-200, 1979.
- MAYER, M.A. & SHAIN, Y. Control on seed germination. *Annual Review of Plant Physiology*. Palo Alto, 25: 167-193, 1974.

- MAYER, M.A. & POLJAKOFF-MAYBER, A. *The Germination of Seeds*. 2^a. ed. Oxford, Pergamon Press Ltda. 192 p., 1975.
- MEAGHER, T.R. & BURDICK, D.S. The use of nearest neighbor frequency analyses in studies of association. *Ecology*, 61(5): 1253-1255, 1980.
- MEHRA, K.L. & MAGOON, M.L. Gene centers of tropical and subtropical pasture legumes and their significance in plant introduction. *Proceedings International Grassland Congress XII*. 908-913. 1974.
- MILTON, W.E.J. The occurrence of buried viable seeds in soils at different elevations and on a salt marsh. *Journal Ecology*, 27: 149-159. 1939.
- MOHLENBROCK, R.H. A revision of genus *Stylosanthes*. *Annals of Missouri Botanical Garden*. St. Louis. 44: 299-355. 1958.
- MOHLENBROCK, R.H. Further considerations in *Stylosanthes* (*Leguminosae*). *Rhodora*, Boston, 65: 245-258, 1963.
- MONTEIRO, W.R. Estudo da variabilidade e correlação entre caracteres agrônomicos em populações de *Centrosema pubescens* Benth. Piracicaba, 1980. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- MOORE, G.A. & CASTLE, W.S. Morphological and isozymic analysis of open-pollinated *Citrus* rootstock. *The Journal of Heredity*, 79(1): 59-63, 1988.
- MORLEY, F.H.W. The inheritance and ecological significance of seed dormancy in subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.). *Australian Journal of Biological Science*, Melbourne, 11: 261-274, 1958.

- MOTT, J.J. & McKEON, G.M. Improved establishment of *Stylosanthes hamata* cv. Verano using heat treated seed. *Tropical Grasslands*, 16: 43-46, 1982.
- NAKAGAHARA, M. The differentiation, classification and center of genetic diversity of cultivated rice (*Oryza sativa* L.) by isozyme analysis. *Tropical Agriculture Research*. Series n^o 11. 1978.
- NAYLOR, R.E.L. Biological flora of the British isles. 129. *Alopecurus myosuroides* Huds (*A. agrestis* L.). *Journal of Ecology*, 60: 611-622, 1972.
- NIELSEN, G. Identification of all genotypes in tetraploid ryegrass (*Lolium* spp) segregating for four alleles in a PGI-enzyme locus. *Hereditas*, 92: 49-52, 1980.
- OLIVEIRA, E.M.P. Avaliação da variabilidade de caracteres morfológicos e agronômicos em populações de *Desmodium uncinatum* (jacq) D.C. e *Desmodium intortum* (Mill.) urb., Piracicaba, 1979. 177 p. (Doutorado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- OLIVEIRA, A.C. de. Utilização de técnicas eletroforéticas para o estudo de heterose em arroz (*Oryza sativa* L.). Piracicaba, 1988. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- PACHECO, R.P. de B. Genética e reprodução de três espécies tristílicas de *Oxalis* (*Oxalidaceae*) secção *Thamnoxys*. Rio Claro, 1987. (Doutorado - Universidade Estadual Paulista "Julio de Mesquita Filho"/UNESP).
- PAO, CHING-I & MORGAN, P.W. Patterns of total peroxidase activity and isozyme complement during development of selected maturity genotypes of sorghum. *Crop Science*, 28(3): 531-535, 1988.

PATERNIANI, M.L.S. Ecogenética comparativa de três espécies de *Stylosanthes* que ocorrem no Estado de São Paulo: *S. guianensis* (Aubl.) Sw., *S. scabra* Vog. e *S. viscosa* Sw. Piracicaba, 1984. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).

PATERNIANI, M.L.S. & MARTINS, P.S. Variabilidade genética da dormência de sementes em populações de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. (Leguminosae - Papilionoideae). Relatório Científico do IGEN. ESALQ-USP. 13: 226-238. 1979.

PATERNIANI, M.L.S. & MARTINS, P.S. Levantamento e mapeamento de três espécies de *Stylosanthes* nativas do Estado de São Paulo. Relatório Científico do IGEN. ESALQ-USP. p. 152-161. 1981.

PATERNIANI, M.L.S. & MARTINS, P.S. Efeito de diferentes concentrações osmóticas na quebra da dormência de sementes de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. (Leguminosae - Papilionoideae). In: Anais do 2º Simpósio Nacional sobre Sementes de Forrageiras, Nova Odessa - SP, 1982...

PATERNIANI, M.L.S. & MARTINS, P.S. Determinação da variação na porcentagem de dormência entre famílias de três espécies de *Stylosanthes*. Anais da XX Reunião Anual da SBZ, 372, 1983.

PENG, J.Y.; GLASZMANN, J.C.; VIRMANI, S.S. Heterosis and Isozyme divergence in Indica rice. Crop Science, 28(3): 561-563, 1988.

PENTEADO, M.I. de O. Estudos sobre radiosensitividade em populações de *Centrosema pubescens* Benth. Piracicaba, 1982. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).

- PHIPPS, R.H. Methods of increasing the germination percentage of some tropical legumes. *Tropical Agriculture, Trinidad*, 50(20): 291-296, 1973.
- PIELOU, E.C. A single mechanism to account for regular, random and aggregated populations. *Journal of Ecology*, 48: 575-584, 1960.
- PIELOU, E.C. Segregation and symmetry in two-species populations as studied by nearest-neighbour relationships. *Journal of Ecology*, 49: 255-69, 1961.
- PIELOU, E.C. The use of plant-to-neighbour distances for the detection of competition. *Journal of Ecology*, 50: 357-367, 1962.
- PONTES, O.F.S. & MARTINS, P.S. Determinação de parâmetros genéticos relacionados à dormência de sementes em soja perene (*Glycine wightii*). *O Solo*, Piracicaba, 74(1-2): 13-17, 1982.
- PONTES, O.F.S. Comportamento de populações de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. associadas com diferentes espécies de gramíneas forrageiras tropicais. Piracicaba, 1988. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- POPINIGIS, F. *Fisiologia da Semente*. Brasília, Ministério da Agricultura, AGIPLAN, 289 p. 1977.
- QUINLIVAN, B.J. Seed coat impermeability in legumes. *The Journal of the Australian Institute of Agricultural Science*, 37: 283-295, 1971.
- REIS, M.S. Autoecologia de diferentes espécies de *Stylosanthes* Sw.: análise de alocação de energia e estudos da

biologia da semente. Piracicaba, 1984. (Doutorado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).

REIS, M.S. & MARTINS, P.S. Análise de distribuição fracionária de energia em diferentes populações de *Stylosanthes* Sw. *Revista Ceres*, 33(188): 330-340, 1986.

RENNIE, B.D.; BECERSDORF, W.D.; BUZZELL, R.I. Inheritance and linkage analysis of two endopeptidase variants in soybeans. *Journal of Heredity*, 78(5): 327-328, 1987.

RICE, K.J. Impacts of seed banks on community structure and population dynamics in grasslands. *American Journal of Botany*, 74(5): 638, 1987.

RICK, C.M. & FOBES, J.F. Allozymes of Galapagos tomatoes: *polymorphism*, geographic distribution and affinities. *Evolution*, 29: 443-457, 1975.

ROACH, D.A. & WULFF, R.D. Maternal effects in plants. *Annual Review of Ecology Systems*, 18: 209-35, 1987.

ROBERTS, E.H. Dormancy; a factor affecting seed survival in the soil. In: ROBERTS, E.H., ed. *Viability of seeds*. New York, Syracuse University Press, p. 321-359, 1972.

ROBERTS, M.J. & RICKETTS, M. The establishment of seedlings from primary and regrowth seeds. *Journal of Ecology*, 73: 255-261, 1979.

ROBINSON, P.J. & MEGARRITY, R.C. Characterization of *Stylosanthes* introductions by using seed protein patterns. *Australian Journal of Plant Physiology*, 26: 467-479, 1975.

ROLSTON, M.P. Water impermeable seed dormancy. *The Botanical Review*, 44: 365-396, 1978.

ROTAR, P.P. & URATA, U. Some agronomic observations in *Desmodium* species; seed weights. Hawaii Agricultural Station. University of Hawaii, 1966.

ROUGHGARDEN, J. Theory of population genetics and evolutionary ecology: an introduction. New York, MacMillan, 634 p., 1979.

SARUKHAN, J. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. II. Reproductive strategies and seed population dynamics. *Journal of Ecology*, 62: 151-177, 1974.

SCANDALIOS, J.G. Genetic control of multiple molecular forms of enzymes in plants: a review. *Biochem Genet.* 3: 37-79, 1969.

SHAW, C.R. Electrophoretic variation in enzymes. *Science*, 149: 936-943. 1965.

SHELDON, J.C. The behaviour of seeds in soil. III. The influence of seed morphology and the behaviour of seedlings on the establishment of plants from surface bying seeds. *Journal of Ecology*, 62: 47-66, 1974.

SIMPSON, M.J.A. & WITHERS, L.A. Characterization of plant genetic resources using isoenzyme electrophoresis: a guide to the literature. IBPGR. Dep. of Agr. and Hort. Univ. of Nottingham. 1986.

SKELLAM, J.G. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika*, 38: 196-218, 1951.

- SILVA, J.A.G. da. Avaliação da variabilidade interpopulacional em leucena (*Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit.) em condições de acidez de alumínio e fixação de nitrogênio. Piracicaba, 1987. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- SILVERTOWN, J.W. Introduction to Plant Population Ecology. New York, USA. 209p., 1982.
- SMITHIES, O. Zone electrophoresis in starch gels: group variation in the serum proteins of normal human adults. *Biochem. J.*, 61: 629-640. 1955.
- SOLBRIG, O.T. & SIMPSON, B.B. Components of regulation of a population of dandelions in Michigan. *Journal of Ecology*, 62: 473-486, 1974.
- SOLBRIG, O.T. Demography and evolution in plant populations. University of California Press, Los Angeles. 1980.
- SNAYDON, R.W. Plant Demography in an Agricultural Context. In: DIRZO, R. & SARUKHAN, J. (eds). *Perspectives on Plant Population Ecology*. Sunderland, USA, 389-408, 1984.
- SNAYDON, R.W. Population responses to environmental disturbance. In: VAND ANDEL, J. *et alii* (eds). *Disturbance in Grasslands*, Netherlands, 1987.
- SOARES, A.R. Ecologia de populações de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.). Sw. (*Leguminales - Papilionoideae*). Piracicaba, 1980. (Doutorado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. Biometry. W.H. Freeman, San Francisco, 1969.

- SPEDDING, C.R.W. Grassland Ecology. Claredon Press, Oxford, 1971.
- STACE, H.M. Breeding systems in *Stylosanthes*. I. Observations of outcrossing in *S. scarpa* at an alcohol dehydrogenase locus. *Australian Journal Agricultural Research*, 33: 87-96. 1982.
- STACE, H.M. Genetic systems. In: STACE, H.M. & EDYE, L.A., (eds). The biology and agronomy of *Stylosanthes*. New York, Academic Press, p. 49-72, 1984.
- STACE, H.M. & CAMERON, D.F. Cytogenetics and the evolution of *Stylosanthes*. In: STACE, H.M. & EDYE, L.A., (eds). The biology and agronomy of *Stylosanthes*. New York, Academic Press, p. 49-72, 1984.
- STANTON, M.L. Seed variation in wild radish: effect of seed size on components of seedling and adult fitness. *Ecology*, 65(4): 1105-12, 1984.
- STILES, E.W. Seed dispersal timing and spatial heterogeneity in seed banks. *American Journal of Botany*, 74(5): 638, 1987.
- SUMMERFIELD, R.J. Factors affecting the germination and establishment of seedlings of *Narthecium ossifragum* in mire ecosystems. *Journal of Ecology*, 61: 387-398. 1973.
- TANKSLEY, S.D. & ORTON, T.J. Isozymes in plant genetics and breeding. Parte A e B, Amsterdam, Elsevier. 1983.
- TEIXEIRA, M.C.B. Efeito da temperatura do potencial hídrico e do pH sobre a embebição e germinação das sementes de quatro espécies do gênero *Stylosanthes*. Viçosa, 1979. (Mestrado - Universidade Federal de Viçosa).

- THOMAS, D. & GROF, B. Some pasture species for the tropical savanas of South America. I. Species of *Stylosanthes*. *Herbage Abstracts*, 56(10): 445-53, 1986.
- TORRES, A.M.; DIEDENHOFEN, U.; BERGH, B.O; KNIGHT, R.J. Enzyme polymorphisms as genetics markers in the avocado. *American Journal of Botany*, 64: 134-139. 1978.
- TOTHILL, J.C. Comparative aspects of the ecology of pastures. In: WILSON, J.R. (ed.). *Plant Relations in Pastures*. CSIRO, Australia, 1978.
- TRONGKONGSIN, K. & HUMPHREYS, L.R. Photoperiod and temperature effects on late developmental stages of *Stylosanthes guianensis*. *Annals of Botany*, 61(3): 283-288, 1988.
- TULEY, P. *Stylosanthes gracilis*. *Herbage Abstracts*, Farnham Royal, 38: 87-94. 1968.
- UHVITS, R. Effects of osmotic pressure on water absorption and germination of alfalfa seed. *American Journal of Botany*, 33: 278-285, 1946.
- UNDERWOOD, A.J. Nearest neighbor analysis of spatial dispersion of intertidal prosobranch gastropods within two substrata. *Decologia*, 26: 257-266, 1976.
- UNGAR, I.A. Population ecology of halophyte seeds. *The Botanical Review*, 53(3): 301-334, 1987.
- VAN SANFORD, D.A. & MATZINGER, D.F. Direct and maternal genetics variances of seedling characters in tobacco. *Crop Science*, 22: 1213-18, 1982.
- VEASEY, E.A. Estudo da biologia de sementes de espécies nativas de *Desmodium* Desv. (*Leguminosae* - *Papilionoideae*).

Piracicaba, 1987. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).

VENABLE, D.L. Using intraspecific Variation to Study the Ecological Significance and Evolution of Plant Life-Histories. In: DIRZO, R. & SARUKHAN, J. (eds). Perspectives on Plant Population Ecology, Sunderland, USA. 166-187. 1984.

VENABLE, D.L. The evolutionary ecology of seed banks: fitness interactions with dispersal and seed size as adaptations for reducing risk. *American Journal of Botany*, 74(5): 639. 1987.

VIEIRA, I.C.G. Distribuição fracionária de energia e biologia da semente de *Stylosanthes angustifolia* Vog. (Leguminosae - Papilionoideae). Piracicaba, 1987. 128p. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).

VILLIERS, T.A. Seed dormancy. In: KOZLOWSKI, T.T., ed. *Seed biology*. New York, Academic Press, p. 219-281, 1972.

WATKIN, B.B. & CLEMENTS, R.J. The effects of grazing animals on pastures. In: WILSON, J.R. (ed). *Plant Relations in Pastures*. CSIRO, Australia, 1978.

WESTOBY, M. How diversified seed germination behavior is selected. *American Naturalist*, 118: 862-865, 1981.

WILLIAMS, R.J. & ASHTON, D.H. Effects of disturbance and grazing by cattle on the dynamics of heathland and grassland communities on the Bogon High Plains, Victoria. *American Journal of Botany*, 35: 413-31, 1987.

- WILLIAMS, R.J. & ELLIOT. Ecological significance of seed coat impermeability in crimson, subterranean and rose clovers in a Mediterranean-type climate. *Ecology*, **41**: 733-742, 1960.
- WILLIAMS, R.J.; REID, R.; SCHULTZE-KRAFT, R.; COSTA, N.M.S.; THOMAS, B.D. Natural distribution of *Stylosanthes*. In: STACE, H.M. & EDYE, L.A., (eds). *The biology and agronomy of Stylosanthes*, New York, Academic Press, p. 73-99, 1984.
- WHYTE, R.D.; NILSSON-LEISSNER, G.; TRAMBLE, N.C. Las leguminosas em la agricultura, FAO: Estudios Agropecuários, nº 21. 1968.
- WILSON, J.R. Plant relations in pasture, CSIRO, Melbourne, Australia, 1978.
- WULFF, R.D. & ALEXANDER, H.M. Intraspecific variation in the response to CO₂ enrichment in seeds and seedlings of *Plantago lanceolata*. *Decologia*, **66**: 458-60, 1985.
- WULFF, R.D. Seed size variation in *Desmodium paniculatum*. I. Factors affecting seed size. *Journal of Ecology*, London, **74**: 87-97, 1986.
- YOUNG, J.A.; EVANS, R.A.; LAY, B.L. Germination characteristics of orange legumes. *Journal of Range Management*, **23**(2): 98-103, 1970.

TABELAS E FIGURAS

Tabela 1 - Número (N) de quadrados (unidade de amostra de 0,5m x 0,5m) contendo plantas de *S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa*, obtidos em dois levantamentos (1980 e 1983) realizados na mesma área de pastagem, região de Piracicaba - SP.

<i>S. guianensis</i>	<i>S. scabra</i>	<i>S. viscosa</i>	N	
			1980	1983
-	-	-	161	202
+	+	+	1	1
+	+	-	56	39
+	-	+	0	0
+	-	-	119	98
-	+	+	0	0
-	+	-	62	59
-	-	+	1	1

+ presença

- ausência

		1980	1983
χ^2	<i>S. guianensis</i> vs <i>S. scabra</i>	1,05n. s.	2,03n. s.
χ^2	<i>S. guianensis</i> vs <i>S. viscosa</i>	1,03n. s.	0,21n. s.
χ^2	<i>S. scabra</i> vs <i>S. viscosa</i>	1,39n. s.	0,70n. s.

n. s.: não significativo.

Tabela 2 - Número (N) de quadrados (unidade de amostra de 0,5m x 0,5m) contendo plantas de *S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa*, obtidos em dois levantamentos (1980 e 1983) realizados na mesma área de pastagem, região de São Pedro - SP.

<i>S. guianensis</i>	<i>S. scabra</i>	<i>S. viscosa</i>	N	
			1980	1983
-	-	-	272	176
+	+	+	0	0
+	+	-	1	0
+	-	+	8	32
+	-	-	26	34
-	+	+	4	6
-	+	-	10	9
-	-	+	79	143

+ presença

- ausência

		1980	1983
χ^2	<i>S. guianensis</i> vs <i>S. scabra</i>	= 0,0847n. s.	3,08n. s.
χ^2	<i>S. guianensis</i> vs <i>S. viscosa</i>	= 0,0003n. s.	0,33n. s.
χ^2	<i>S. scabra</i> vs <i>S. viscosa</i>	= 0,1360n. s.	0,17n. s.

n.s.: não significativo.

Tabela 3 - Localização e tipo de habitat das dez comunidades naturais de *Stylosanthes*.

COMUNIDADE	REGIÃO	LOCAL	HABITAT
1/80	Piracicaba	Fazenda "S. Francisco"	área de pastagem
1/83	Piracicaba	Fazenda "S. Francisco"	área de pastagem
2/80	Piracicaba	Estação Experimental do IGEN/ESALQ/USP	área alterada
3/80	Piracicaba	Fazenda "S. Francisco"	área alterada
4/80	São Pedro	Fazenda "Santa Maria"	área de pastagem (base da Serra)
4/83	São Pedro	Fazenda "Santa Maria"	área de pastagem (base da Serra)
5/80	São Pedro	Fazenda "Santa Maria"	área de pastagem (alto da Serra)
6/80	São Pedro	Fazenda "Santa Maria"	área alterada (base da Serra)
7/80	Americana	Fazenda "S. Jerônimo"	área de pastagem
8/80	Americana	Fazenda "S. Jerônimo"	área alterada
9/80	Charqueada	Sítio "Garcia"	área de pastagem
10/80	Charqueada	Rodovia Piracicaba-Charqueada	área alterada

Tabela 4 - Frequência observada das três espécies de *Stylosanthes* nas dez comunidades naturais.

COMUNIDADE	ESPÉCIES			TOTAL	TESTE "G"
	<i>S. guianensis</i>	<i>S. scabra</i>	<i>S. viscosa</i>		
1/80	437(0,61)	275(0,38)	2(0,003)	714	591,46**
1/83	240(0,57)	179(0,42)	2(0,005)	421	327,70**
2/80	333(0,97)	6(0,02)	4(0,01)	343	649,79**
3/80	79(0,84)	15(0,16)	0(0,0)	94	124,03**
4/80	37(0,15)	19(0,08)	189(0,77)	245	203,16**
4/83	97(0,15)	21(0,03)	539(0,82)	657	714,43**
5/80	18(0,06)	135(0,41)	173(0,53)	326	154,74**
6/80	1(0,01)	6(0,06)	86(0,92)	93	148,92**
7/80	1(0,01)	82(0,99)	0(0,0)	83	171,52**
8/80	175(0,83)	35(0,17)	0(0,0)	210	272,18**
9/80	37(0,11)	191(0,57)	108(0,32)	336	114,09**
10/80	256(0,44)	325(0,55)	7(0,01)	588	418,79**

χ^2 0,01 (2) = 9,21

Teste "G" (SOKAL & ROHLF, 1969)

** : Significativo ao nível de 1% de probabilidade.

Tabela 5 - Relações de primeiro vizinho mais próximo nas comunidades naturais de *Stylosanthes*.

COMUNIDADE	COMBINAÇÕES PLANTA BASE 1º VIZINHO MAIS PRÓXIMO									TESTE "G"
	GG	GS	GV	SS	SG	SV	VV	VG	VS	
1/80	374	63	0	214	61	0	2	0	0	327,69**
1/83	186	54	0	134	45	0	2	0	0	144,68**
2/80	323	4	6	4	2	0	0	4	0	27,02**
3/80	67	12	0	3	12	0	0	0	0	0,20 ^{ns}
4/80	17	2	18	11	3	5	163	20	6	64,99**
4/83	52	2	43	12	1	8	503	30	6	193,15**
5/80	8	9	1	92	7	36	131	2	40	114,35**
6/80	0	0	1	0	0	6	82	1	3	2,55 ^{ns}
8/80	168	7	0	22	13	0	0	0	0	65,27**
9/80	15	18	4	130	21	40	66	7	35	75,39**
10/80	182	73	1	262	62	1	5	0	2	211,32**

$\chi^2_{0,01(4)} = 13,28$

G : *S. guianensis*

S : *S. scabra*

V : *S. viscosa*

Teste "G" (SOKAL & ROHLF, 1969)

n.s. : Não significativo.

** : Significativo ao nível de 1% de probabilidade.

Tabela 6 - Relações de segundo vizinho mais próximo nas comunidades naturais de *Stylosanthes*.

COMUNIDADE	COMBINAÇÕES PLANTA BASE 2º VIZINHO MAIS PRÓXIMO									TESTE "G"
	GG	GS	GV	SS	SG	SV	VV	VG	VS	
1/80	349	88	0	179	96	0	0	2	0	148,94**
1/83	177	63	1	116	60	2	0	0	2	71,52**
2/80	329	2	2	2	4	0	0	4	0	13,85**
3/80	69	11	0	3	11	0	0	0	0	0,68 ^{ns}
4/80	13	4	20	11	3	5	174	10	5	73,77**
4/83	42	0	55	8	0	13	478	48	13	99,43**
5/80	3	7	9	86	4	46	129	2	40	69,53**
6/80	0	0	1	0	0	6	80	0	6	3,05 ^{ns}
8/80	168	7	0	18	17	0	0	0	0	50,28**
9/80	4	22	11	130	20	41	50	7	51	21,81**
10/80	161	94	2	232	91	1	4	2	1	102,40**

$\chi^2_{0,01(4)} = 13,28$

G : *S. guianensis*

S : *S. scabra*

V : *S. viscosa*

Teste "G" (SOKAL & ROHLF, 1969)

ns: Não significativo.

** : Significativo ao nível de 1% de probabilidade.

Tabela 7 - Relações de terceiro vizinho mais próximo nas comunidades naturais de *Stylosanthes*.

COMUNIDADE	COMBINAÇÕES PLANTA BASE 3º VIZINHO MAIS PRÓXIMO									
	GG	GS	GV	SS	SG	SV	VV	VG	VS	TESTE "G"
1/80	356	82	0	160	114	0	0	2	0	126,78**
1/83	172	70	0	113	62	2	0	0	2	60,95**
2/80	329	4	0	0	6	0	0	4	0	8,83 ^{ns}
3/80	72	8	0	0	14	0	0	0	0	7,39 ^{ns}
4/80	14	4	19	7	4	8	170	15	4	50,47**
4/83	41	1	55	7	3	11	483	47	9	88,44**
5/80	4	6	7	82	2	50	145	6	24	101,32**
6/80	0	0	1	0	0	6	83	0	3	4,52 ^{ns}
8/80	158	17	0	13	22	0	0	0	0	15,66**
9/80	2	23	12	124	15	53	53	8	46	20,66**
10/80	153	102	1	236	87	2	4	1	2	96,35**

$$\chi^2_{0,01(4)} = 13,28$$

G : *S. guianensis*

S : *S. scabra*

V : *S. viscosa*

Teste "G" (SOKAL & ROHLF, 1969)

ns: Não significativo.

** : Significativo ao nível de 1% de probabilidade.

Tabela 8 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o primeiro vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 1/80 (Piracicaba, área de pastagem).

PLANTAS BASES	PRIMEIROS VIZINHOS			TOTAL
	GC%	SC%	VC%	
G	374/267,42(85,97)	63/168,32(22,74)	0/1,22(0,0)	437
S	61/168,32(14,02)	214/105,94(77,26)	0/0,77(0,0)	275
V	0/1,22(0,0)	0/0,77(0,0)	2/0,006(100,0)	2
TOTAL	435/436,96(60,92)	277/275,03(38,80)	2/2,00(0,28)	714

Tabela 9 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o segundo vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 1/80 (Piracicaba, área de pastagem).

PLANTAS BASES	SEGUNDOS VIZINHOS			TOTAL
	GC%	SC%	VC%	
G	349(77,93)	88(33,33)	0(0,0)	437
S	96(21,62)	179(66,66)	0(0,0)	275
V	2(0,45)	0(0,0)	0(0,0)	2
TOTAL	447(62,71)	267(37,29)	0(0,0)	714

Tabela 10 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o terceiro vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 1/80 (Piracicaba, área de pastagem).

PLANTAS BASES	TERCEIROS VIZINHOS			TOTAL
	GC%	SC%	VC%	
G	356(75,27)	82(34,31)	0(0,0)	438
S	114(24,31)	160(65,69)	0(0,0)	274
V	2(0,43)	0(0,0)	0(0,0)	2
TOTAL	472(66,24)	242(33,76)	0(0,0)	714

Tabela 11 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o primeiro vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 1/83 (Piracicaba, área de pastagem).

PLANTAS BASES	PRIMEIROS VIZINHOS			TOTAL
	GC%	SC%	VC%	
G	186/138,55(80,69)	54/102,04(28,88)	0/1,21(0,0)	240
S	45/102,04(19,31)	134/75,15(71,12)	0/0,89(0,0)	179
V	0/1,21(0,0)	0/0,89(0,0)	2/0,01(100,0)	2
TOTAL	231/241,80(55,21)	188/178,08(44,31)	2/2,11(0,47)	421

Tabela 12 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o segundo vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 1/83 (Piracicaba, área de pastagem).

PLANTAS BASES	SEGUNDOS VIZINHOS			TOTAL
	GC%	SC%	VC%	
G	177(74,79)	63(34,81)	1(33,33)	241
S	60(25,21)	116(64,09)	2(66,67)	178
V	0(0,0)	2(1,10)	0(0,0)	2
TOTAL	237(56,40)	181(42,89)	3(0,71)	421

Tabela 13 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o terceiro vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 1/83 (Piracicaba, área de pastagem).

PLANTAS BASES	TERCEIROS VIZINHOS			TOTAL
	GC%	SC%	VC%	
G	172(73,62)	70(37,84)	0(0,0)	242
S	62(26,38)	113(61,08)	2(100,0)	177
V	0(0,0)	2(1,08)	0(0,0)	2
TOTAL	234(55,69)	185(43,84)	2(0,47)	421

Tabela 14 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o primeiro vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 2/80 (Piracicaba, área alterada).

PLANTAS BASES	PRIMEIROS VIZINHOS			TOTAL
	G(%)	S(%)	V(%)	
G	323/322,73(98,18)	4/6,65(50,00)	6/3,33(100,00)	333
S	2/6,65(0,61)	4/0,14(50,00)	0/0,07(0,0)	6
V	4/3,33(1,22)	0/0,07(0,0)	0/0,03(0,0)	4
TOTAL	329/332,71(95,92)	8/6,86(2,33)	6/3,43(1,75)	343

Tabela 15 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o segundo vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 2/80 (Piracicaba, área alterada).

PLANTAS BASES	SEGUNDOS VIZINHOS			TOTAL
	G(%)	S(%)	V(%)	
G	329(97,63)	2(50,00)	2(100,00)	333
S	4(1,19)	2(50,00)	0(0,0)	6
V	4(1,19)	0(0,0)	0(0,0)	4
TOTAL	337(98,25)	4(1,17)	2(0,58)	343

Tabela 16 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o terceiro vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 2/80 (Piracicaba, área alterada).

PLANTAS BASES	TERCEIROS VIZINHOS			TOTAL
	G(%)	S(%)	V(%)	
G	329(97,05)	4(100,00)	0(0,0)	333
S	6(1,77)	0(0,0)	0(0,0)	6
V	4(1,18)	0(0,0)	0(0,0)	4
TOTAL	339(98,83)	4(1,17)	0(0,0)	343

Tabela 17 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o primeiro vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 3/80 (Piracicaba, área alterada).

PLANTAS BASES	PRIMEIROS VIZINHOS			TOTAL
	G(%)	S(%)	V(%)	
G	67/66,33(84,81)	12/12,63(80,00)	0/0(0,0)	79
S	12/12,63(15,19)	3/2,41(20,00)	0/0(0,0)	15
V	0/0,0(0,0)	0/0(0,0)	0/0(0,0)	0
TOTAL	79/78,96(84,04)	15/15,04(15,96)	0/0(0,0)	94

Tabela 18 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o segundo vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 3/80 (Piracicaba, área alterada).

PLANTAS BASES	SEGUNDOS VIZINHOS			TOTAL
	G(%)	S(%)	V(%)	
G	69(86,25)	11(78,57)	0(0,0)	80
S	11(13,75)	3(21,43)	0(0,0)	14
V	0(0,0)	0(0,0)	0(0,0)	0
TOTAL	80(85,11)	14(14,89)	0(0,0)	94

Tabela 19 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o terceiro vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 3/80 (Piracicaba, área alterada).

PLANTAS BASES	TERCEIROS VIZINHOS			TOTAL
	G(%)	S(%)	V(%)	
G	72(83,72)	8(100,00)	0(0,0)	80
S	14(16,28)	0(0,0)	0(0,0)	14
V	0(0,0)	0(0,0)	0(0,0)	0
TOTAL	86(91,49)	8(8,51)	0(0,0)	94

Tabela 20 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o primeiro vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 4/80 (São Pedro, área de pastagem).

PLANTAS BASES	PRIMEIROS VIZINHOS			TOTAL
	GC%	SC%	VC%	
G	17/5,51(42,50)	2/2,94(10,53)	18/28,30(9,68)	37
S	3/2,94(7,50)	11/1,57(57,89)	5/15,09(2,69)	19
V	20/28,30(50,00)	6/15,09(31,58)	163/145,26(87,63)	189
TOTAL	40/36,75(16,33)	19/19,60(7,76)	186/188,65(75,92)	245

Tabela 21 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o segundo vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 4/80 (São Pedro, área de pastagem).

PLANTAS BASES	SEGUNDOS VIZINHOS			TOTAL
	GC%	SC%	VC%	
G	13(50,00)	4(20,00)	20(10,05)	37
S	3(11,54)	11(55,00)	5(2,51)	19
V	10(38,46)	5(25,00)	174(87,44)	189
TOTAL	26(10,61)	20(8,16)	199(81,22)	245

Tabela 22 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o terceiro vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 4/80 (São Pedro, área de pastagem).

PLANTAS BASES	TERCEIROS VIZINHOS			TOTAL
	GC%	SC%	VC%	
G	14(42,42)	4(26,67)	19(9,64)	37
S	4(12,12)	7(46,67)	8(4,06)	19
V	15(45,45)	4(26,67)	170(86,29)	189
TOTAL	33(13,47)	15(6,12)	197(80,41)	245

Tabela 23 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o primeiro vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 4/83 (São Pedro, área de pastagem).

PLANTAS BASES	PRIMEIROS VIZINHOS			TOTAL
	G%	S%	V%	
G	52/14,69(62,20)	2/2,94(10,00)	43/80,32(7,80)	97
S	1/2,94(1,22)	12/0,59(60,00)	8/16,06(1,45)	21
V	30/80,32(36,58)	6/16,06(30,00)	503/439,08(90,74)	539
TOTAL	83/97,95(12,56)	20/19,59(3,06)	554/535,46(84,38)	657

Tabela 24 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o segundo vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 4/83 (São Pedro, área de pastagem).

PLANTAS BASES	SEGUNDOS VIZINHOS			TOTAL
	G%	S%	V%	
G	42(46,07)	0(0,0)	55(9,94)	97
S	0(0,0)	8(38,10)	13(2,39)	21
V	48(53,93)	13(61,90)	478(87,66)	539
TOTAL	90(13,63)	21(3,22)	546(83,15)	657

Tabela 25 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o terceiro vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 4/83 (São Pedro, área de pastagem).

PLANTAS BASES	TERCEIROS VIZINHOS			TOTAL
	G%	S%	V%	
G	41(44,44)	1(5,88)	55(9,89)	97
S	3(3,33)	7(41,18)	11(2,01)	21
V	47(52,22)	9(52,94)	483(88,10)	539
TOTAL	91(13,78)	17(2,60)	549(83,61)	657

Tabela 26 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o primeiro vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 5/80 (São Pedro, área de pastagem).

PLANTAS BASES	PRIMEIROS VIZINHOS			TOTAL
	G(%)	S(%)	V(%)	
G	8/1,17(47,06)	9/8,02(6,38)	1/10,37(0,60)	18
S	7/8,02(41,18)	92/54,80(65,25)	36/70,84(21,43)	135
V	2/10,37(11,76)	40/70,84(28,37)	131/91,57(77,98)	173
TOTAL	17/19,56(5,21)	141/133,66(43,25)	168/172,78(51,53)	326

Tabela 27 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o segundo vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 5/80 (São Pedro, área de pastagem).

PLANTAS BASES	SEGUNDOS VIZINHOS			TOTAL
	G(%)	S(%)	V(%)	
G	3(33,33)	7(5,26)	9(4,89)	19
S	4(44,44)	86(64,66)	46(25,00)	136
V	2(22,22)	40(30,08)	129(70,11)	171
TOTAL	9(2,76)	133(40,80)	184(56,44)	326

Tabela 28 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o terceiro vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 5/80 (São Pedro, área de pastagem).

PLANTAS BASES	TERCEIROS VIZINHOS			TOTAL
	G(%)	S(%)	V(%)	
G	4(33,33)	6(5,36)	7(3,47)	17
S	2(16,67)	82(73,21)	50(24,75)	134
V	6(50,00)	24(21,43)	145(71,78)	175
TOTAL	12(3,68)	112(34,36)	202(61,96)	326

Tabela 29 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o primeiro vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 6/80 (São Pedro, área alterada).

PLANTAS BASES	PRIMEIROS VIZINHOS			TOTAL
	GC%	SC%	VC%	
G	0/0,01(0,0)	0/0,06(0,0)	1/0,95(1,12)	1
S	0/0,06(0,0)	0/0,38(0,0)	6/5,50(6,74)	6
V	1/0,95(100,0)	3/5,50(100,0)	82/79,57(92,13)	86
TOTAL	1/1,02(1,08)	3/5,94(3,23)	89/86,02(95,70)	93

Tabela 30 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o segundo vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 6/80 (São Pedro, área alterada).

PLANTAS BASES	SEGUNDOS VIZINHOS			TOTAL
	GC%	SC%	VC%	
G	0(0,0)	0(0,0)	1(1,15)	1
S	0(0,0)	0(0,0)	6(6,90)	6
V	0(0,0)	6(100,0)	80(91,95)	86
TOTAL	0(0,0)	6(6,45)	87(93,55)	93

Tabela 31 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o terceiro vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 6/80 (São Pedro, área alterada).

PLANTAS BASES	TERCEIROS VIZINHOS			TOTAL
	GC%	SC%	VC%	
G	0(0,0)	0(0,0)	1(1,11)	1
S	0(0,0)	0(0,0)	6(6,67)	6
V	0(0,0)	3(100,0)	83(92,22)	86
TOTAL	0(0,0)	3(3,23)	90(96,77)	93

Tabela 32 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o primeiro vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 8/80 (Americana, área alterada).

PLANTAS BASES	PRIMEIROS VIZINHOS			TOTAL
	GC%	SC%	VC%	
G	168/144,67(92,82)	7/29,63(24,14)	0/0(0,0)	175
S	13/29,63(7,18)	22/6,07(75,86)	0/0(0,0)	35
V	0/0(0,0)	0/0(0,0)	0/0(0,0)	0
TOTAL	181/174,30(86,19)	29/35,70(13,81)	0/0(0,0)	210

Tabela 33 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o segundo vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 8/80 (Americana, área alterada).

PLANTAS BASES	SEGUNDOS VIZINHOS			TOTAL
	GC%	SC%	VC%	
G	168(90,81)	7(28,00)	0(0,0)	175
S	17(9,19)	18(72,00)	0(0,0)	35
V	0(0,0)	0(0,0)	0(0,0)	0
TOTAL	185(88,10)	25(11,90)	0(0,0)	210

Tabela 34 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o terceiro vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 8/80 (Americana, área alterada).

PLANTAS BASES	TERCEIROS VIZINHOS			TOTAL
	GC%	SC%	VC%	
G	158(87,78)	17(56,67)	0(0,0)	175
S	22(12,22)	13(43,33)	0(0,0)	35
V	0(0,0)	0(0,0)	0(0,0)	0
TOTAL	180(85,71)	30(14,28)	0(0,0)	210

Tabela 35 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o primeiro vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 9/80 (Charqueada, área de pastagem).

PLANTAS BASES	PRIMEIROS VIZINHOS			TOTAL
	GC%	SC%	VC%	
G	15/4,06(34,88)	18/21,07(9,84)	4/11,83(3,64)	37
S	21/21,07(48,84)	130/109,17(71,04)	40/61,29(36,36)	191
V	7/11,83(16,28)	35/61,29(19,21)	66/34,41(60,00)	108
TOTAL	43/36,96(12,80)	183/191,53(54,46)	110/107,53(32,74)	336

Tabela 36 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o segundo vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 9/80 (Charqueada, área de pastagem).

PLANTAS BASES	SEGUNDOS VIZINHOS			TOTAL
	GC%	SC%	VC%	
G	4(12,90)	22(10,84)	11(10,78)	37
S	20(64,52)	130(64,04)	41(40,20)	191
V	7(22,58)	51(25,12)	50(49,02)	108
TOTAL	31(9,23)	203(60,42)	102(30,36)	336

Tabela 37 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o terceiro vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 9/80 (Charqueada, área de pastagem).

PLANTAS BASES	TERCEIROS VIZINHOS			TOTAL
	GC%	SC%	VC%	
G	2(8,00)	23(11,92)	12(10,17)	37
S	15(60,00)	124(64,25)	53(44,92)	192
V	8(32,00)	46(23,83)	53(44,92)	107
TOTAL	25(7,44)	193(57,44)	118(35,12)	336

Tabela 38 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o primeiro vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 10/80 (Charqueada, área alterada).

PLANTAS BASES	PRIMEIROS VIZINHOS			TOTAL
	GC%	SC%	VC%	
G	182/113,84(74,59)	73/142,30(21,66)	1/2,59(14,28)	256
S	62/142,30(25,41)	262/177,87(77,74)	1/3,23(14,28)	325
V	0/2,59(0,0)	2/3,23(0,59)	5/0,06(71,43)	7
TOTAL	244/258,73(41,50)	337/323,40(57,31)	7/5,88(1,19)	588

Tabela 39 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o segundo vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 10/80 (Charqueada, área alterada).

PLANTAS BASES	SEGUNDOS VIZINHOS			TOTAL
	GC%	SC%	VC%	
G	161(63,38)	94(28,75)	2(28,57)	257
S	91(35,83)	232(70,95)	1(14,28)	324
V	2(0,79)	1(0,30)	4(57,14)	7
TOTAL	254(43,20)	327(55,61)	7(1,19)	588

Tabela 40 - Número de vezes que cada espécie de *Stylosanthes* é o terceiro vizinho mais próximo das três espécies de plantas-bases, na comunidade 10/80 (Charqueada, área alterada).

PLANTAS BASES	TERCEIROS VIZINHOS			TOTAL
	GC%	SC%	VC%	
G	153(63,48)	102(30,0)	1(14,28)	256
S	87(36,10)	236(69,41)	2(28,57)	325
V	1(0,41)	2(0,59)	4(57,14)	7
TOTAL	241(40,99)	340(57,82)	7(1,19)	588

Tabela 41 - Coeficientes de segregação (S) em comunidades naturais de *Stylosanthes*.

COMUNIDADE	VALORES DOS COEFICIENTES DE SEGREGAÇÃO (S)		
	1 ^o VIZINHO + PRÓXIMO	2 ^o VIZINHO + PRÓXIMO	3 ^o VIZINHO + PRÓXIMO
1/80	0,64	0,45	0,42
1/83	0,52	0,38	0,35
2/80	0,20	0,40	0,30
3/80	0,05	0,13	0,13
4/80	0,40	0,48	0,40
4/83	0,55	0,35	0,36
5/80	0,47	0,39	0,47
6/80	0,16	0,002	0,23
8/80	0,66	0,60	0,34
9/80	0,34	0,19	0,17
10/80	0,53	0,36	0,34

Tabela 42 - Valores do Índice de Dispersão de Morisita (Id) e do qui-quadrado (χ^2) para as três espécies de *Stylosanthes* em comunidades naturais. ~

COMUNIDADE	<i>S. guianensis</i>		<i>S. scabra</i>		<i>S. viscosa</i>	
	Id	χ^2	Id	χ^2	Id	χ^2
1/80	2,67	1134,47**	4,10	1255,13**	400,00	798,00**
1/83	2,22	689,87**	4,37	1005,74**	0	398,00**
2/80	4,88	1686,22**	53,33	660,67**	0	396,00**
3/80	14,65	1450,20**	13,33	584,00**	-	-
4/80	1,20	406,24**	11,70	591,53**	5,29	1205,71**
4/83	3,86	674,13**	10,39	596,18**	2,92	1431,32**
5/80	7,84	515,33**	2,51	600,33**	10,18	1986,92**
6/80	-	-	0	394,00**	6,57	872,14**
7/80	-	-	9,88	1118,00**	-	-
8/80	5,56	1206,27**	16,81	936,43**	-	-
9/80	4,20	514,35**	2,90	757,37**	5,47	877,18**
10/80	2,16	697,08**	3,11	1081,77**	57,14	735,86**

χ^2 0.05 (399) = 353.70

χ^2 0.01 (399) = 336.23

** : significativo ao nível de 1% de probabilidade.

Tabela 43 - Valores de média ($\hat{m}$), desvio padrão (s), coeficiente de variação (CV), amplitude de variação, densidade (n^o de sementes/ m^2), índice de dispersão de Morisita (Id) e qui-quadrado (χ^2), para sementes de *Stylosanthes* e de outras sementes encontradas no banco de sementes. Região Piracicaba-SP e São Pedro-SP, área de pastagem, 1983.

	PIRACICABA		SÃO PEDRO	
	SEMENTES DE <i>Stylosanthes</i>	OUTRAS SEMENTES	SEMENTES DE <i>Stylosanthes</i>	OUTRAS SEMENTES
$\hat{m}$	1,78	30,36	1,98	16,66
s	2,12	18,48	2,42	11,81
CV(%)	119,20	60,88	122,11	70,87
amplitude variação	0-8	9-132	0-11	1-64
densidade	712	12144	792	6664
Id	1,85	1,33	1,98	1,44
χ^2	123,92*	551,30*	306,90*	870,48*

Região de Piracicaba: χ^2 0,05(49) = 66,33

Região de São Pedro: χ^2 0,05(104) = 128,80

* = Significativo ao nível de 5% de probabilidade.

Tabela 44 - Número de plantas adultas e número de plântulas, em área de pastagem, região de Piracicaba - SP. Primeiro levantamento: 15/12/81. Segundo levantamento: 12/02/82.

DAS JAS	NÚMERO DE PLÂNTULAS				VARIACÃO NO NÚMERO DE PLÂNTULAS	
	S. guianensis		S. scabra		S. viscosa	
m ²	15/12/81	12/02/82	15/12/81	12/02/82	15/12/81	12/02/82
-	-	3	3	-	28	21
-	-	4	4	-	13	17
6	6	1	1	-	3	4
1	1	3	3	-	9	10
-	-	3	3	-	103	96
-	-	6	6	-	7	8
-	-	1	1	-	28	31
-	-	2	2	1	6	6
3	3	-	-	-	5	5
-	-	3	3	-	13	12
10	10	26	26	1	215	210
						-5

ade d plântulas
 $15/12/81 = 86 \text{ plântulas/m}^2$
 $12/02/82 = 84 \text{ plântulas/m}^2$

Tabela 45 - Número de plantas adultas e número de plântulas, em área de pastagem, região de São Pedro-SP.. Levantamento: 12/01/83.

NÚMERO DAS PARCELAS AMOSTRADAS (0,25 m ²)	NÚMERO DE PLANTAS ADULTAS			NÚMERO DE PLÂNTULAS
	<i>S. guianensis</i>	<i>S. scabra</i>	<i>S. viscosa</i>	
1	-	-	8	4
2	1	-	1	2
3	-	-	7	5
4	-	-	9	6
5	-	-	6	11
6	1	-	2	28
7	-	-	1	11
8	-	-	6	8
9	2	-	2	1
10	-	-	6	10
TOTAL	4	-	48	86

Densidade de plântulas = 34,40 plântulas/m².

Tabela 46 - Densidade (número de plantas adultas por m^2) e frequência (porcentagem de quadrados (unidade de amostra de 0,5m x 0,5m) contendo a espécie indicada) de *S. guianensis* (G), *S. scabra* (S) e *S. viscosa* (V) encontradas em dois levantamentos (1980 e 1983) em áreas de pastagem. Região de Piracicaba - SP e São Pedro - SP.

PIRACICABA								
	1980				1983			
	G	S	V	TOTAL	G	S	V	TOTAL
Densidade	4,37	2,75	0,02	7,14	2,40	1,79	0,02	4,21
Frequência	44,00	29,75	0,50	74,25	34,50	24,75	0,50	59,75

SÃO PEDRO								
	1980				1983			
	G	S	V	TOTAL	G	S	V	TOTAL
Densidade	0,37	0,19	1,89	2,45	0,97	0,21	5,39	6,57
Frequência	8,75	3,75	22,75	35,25	16,50	3,75	45,25	65,50

Tabela 47 - Valores de média ($\hat{m}$), desvio padrão (s), coeficiente de variação (CV), amplitude de variação, densidade (n° de sementes/ m^2), de sementes produzidas pelas espécies *S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa*. Região de Piracicaba - SP e São Pedro - SP, área de pastagem, 1984.

	$\hat{m}$	s	CV(%)	AMPLITUDE DE VARIAÇÃO	DENSIDADE
Piracicaba					
<i>S. guianensis</i>	26,54	36,63	138,03	1-158	13,27
<i>S. scabra</i>	120,84	154,71	128,41	1-629	32,53
<i>S. viscosa</i>	-	-	-	-	0,73

São Pedro					
<i>S. guianensis</i>	44,39	45,79	103,15	5-179	7,99
<i>S. scabra</i>	408,58	240,34	58,82	33-899	40,04
<i>S. viscosa</i>	225,97	213,84	94,63	4-953	153,66

Tabela 48 - Porcentagem de ocorrência da banda anódica 1A (RM = 0,3) em famílias de *S. scabra*, coletadas em áreas de pastagem, nas regiões de Piracicaba - SP e São Pedro - SP, em 1984 e 1986.

REGIÃO	BANDA 1A (%)	NÚMERO DE AMOSTRAS (FAMÍLIAS)
Piracicaba/84	43,48	23
Piracicaba/86	27,59	29
São Pedro/84	0	12
São Pedro/86	0	15

Tabela 49 - Porcentagem de ocorrência das seis bandas de iso-enzima esterase nas três espécies de *Stylosanthes*, coletadas em áreas de pastagem, nas regiões de Piracicaba-SP e São Pedro-SP, em 1984 e 1986.

ESPÉCIES	BANDAS						NÚMERO DE AMOSTRAS (FAMÍLIAS)
	1A	2A	3A	4A	5A	6A	
<i>S. guianensis</i>	100	100	100	100	100	100	70
<i>S. scabra</i>	22,78	100	100	0	0	100	79
<i>S. viscosa</i>	0	100	100	0	100	100	81

FIGURA 1. Distribuição espacial de *S. guianensis* (●), *S. scabra* (▲), e *S. viscosa* (×). Área de pastagem, Piracicaba (SP), 1980.

FIGURA 2. Distribuição espacial de *S. guianensis* (•), *S. scabra* (▲), e *S. viscosa* (×). Área de pastagem, São Pedro (SP), 1980.

FIGURA 3. Distribuição espacial de *S. guianensis* (●), *S. scabra* (▲), e *S. viscosa* (x). Área de pastagem, Piracicaba (SP), 1983.

FIGURA 4. Distribuição espacial de *S. guianensis* (●), *S. scabra* (▲), e *S. viscosa* (×). Área de pastagem, São Pedro (SP), 1983.

FIGURA 5: Distribuição de plantas-mães de *S. guianensis* com relação à produção de sementes. Piracicaba (SP), 1984.

FIGURA 6: Distribuição de plantas-mães de *S. scabra* com relação à produção de sementes. Piracicaba (SP), 1984.

FIGURA 7: Distribuição de plantas-mães de *S. guianensis* com relação à produção de sementes. São Pedro (SP), 1984.

FIGURA 8: Distribuição de plantas-mães de *S. scabra* com relação à produção de sementes. São Pedro (SP), 1984.

FIGURA 9: Distribuição de plantas-mães de *S. viscosa* com relação à produção de sementes. São Pedro (SP), 1984.

FIGURA 10: Distribuição do total de sementes produzidas de *S. guianensis* nas datas de coleta indicadas. Piracicaba (SP), 1984.

FIGURA 11: Distribuição de plantas-mães de *S. guianensis* com sementes nas datas de coleta indicadas. Piracicaba (SP), 1984.

FIGURA 12: Distribuição do total de sementes produzidas por *S. scabra* nas datas de coleta indicadas. Piracicaba (SP), 1984.

FIGURA 13: Distribuição de plantas-mães de *S. sciabra* com sementes nas datas de coleta indicadas. Piracicaba (SP), 1984.

FIGURA 14: Distribuição do total de sementes produzidas de *S. guianensis* nas datas de coleta indicadas. São Pedro (SP), 1984.

FIGURA 15: Distribuição de plantas-mães de *S. guianensis* com sementes nas datas de coleta indicadas. São Pedro (SP), 1984.

FIGURA 16: Distribuição do total de sementes produzidas de *S. scabra* nas datas de coleta indicadas. São Pedro (SP), 1984.

FIGURA 17: Distribuição de plantas-mães de *S. scabra* com sementes nas datas de coleta indicadas. São Pedro (SP), 1984.

FIGURA 18: Distribuição do total de sementes produzidas de *S. viscosa* nas datas de coleta indicadas. São Pedro (SP), 1984.

FIGURA 19: Distribuição de plantas-mães de *S. viscosa* com sementes nas datas de coleta indicadas. São Pedro (SP), 1984.

FIGURA 20: Porcentagem de sementes, classificadas por coloração, produzidas pelas espécies *S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa*. Piracicaba (SP), 1984.

FIGURA 21: Porcentagem de sementes, classificadas por coloração, produzidas pelas espécies *S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa*. São Pedro (SP), 1984.

FIGURA 22: Zimograma das isoenzimas esterásicas para 40 famílias de *S. guianensis*. Piracicaba, (SP), 1984.

FIGURA 23: Zimogramas de isoenzimas esterásicas para 23 famílias de *S. scabra*. Piracicaba (SP), 1984.

FIGURA 24. Zimograma das isoenzimas esterásicas para 18 famílias de *S. guianensis*.
São Pedro (SP), 1984.

FIGURA 25: Zimograma das isoenzimas esterásicas para 12 famílias de *S. scabra*.
São Pedro (SP), 1984.

FIGURA 26: Zimogramadãs isoenzimas esterásicas para 68 famílias de *S. viscosa* coletadas em São Pedro (SP) (1984) e para uma família de *S. viscosa* (78) coletada em Piracicaba (1984).

FIGURA 27: Zimograma das isoenzimas esterásicas para 10 famílias de *S. guianensis*. Piracicaba (SP), 1986.

FIGURA 28: Zimograma das isoenzimas esterásicas para oito famílias de *S. scabra* coletadas em uma área de pastagem de 100 m². Piracicaba (SP), 1986.

FIGURA 29: Zimograma das isoenzimas esterásicas para 21 famílias de *S. scabra* coletadas em uma área de pastagem de 275 m² (aproximadamente). Piracicaba (SP), 1986.

FIGURA 30: Mapeamento das plantas de *S. scabra* presentes em uma área de pastagem de 275 m² (aproximadamente). Piracicaba (SP), 1986.

O *S. GUIANENSIS*
 Δ *S. SCABRA*
 □ *S. VISCOSA*
 AREA ≈ 1.035 m²

11, 21 PLANTAS ISOLADAS

FIGURA 31: Mapeamento das colônias de *S. guianensis* (○), *S. scabra* (Δ) e *S. viscosa* (□) presentes em uma área de pastagem de 1035 m² (aproximadamente). São Pedro (SP), 1986.

FIGURA 32: Zimograma das isoenzimas esterásicas para duas famílias de *S. guianensis* coletadas em uma colônia (colônia 1, famílias 3 e 4). São Pedro (SP), 1986. Representação numérica das famílias: X.Y (X = nº da colônia, Y = nº da família).

FIGURA 33: Zimogramas das isoenzimas esterásicas para 15 famílias de *S. scabra* coletadas em quatro colônias: colônia 1 (famílias 1, 2, 3, 4 e 5); colônia 2 (família 1, 2 e 3); colônia 3 (famílias 1 e 2); colônia 4 (família 1, 2, 4 e 5); família 11 (planta isolada). São Pedro (SP), 1986. Representação numérica das famílias: X.Y (X = nº da colônia, Y = nº da família).

FIGURA 34: Zimograma das isoenzimas esterásicas para 12 famílias de *S. viscosa* coletadas em três colônias: colônia 1 (famílias 1, 2, 3, 4 e 5); colônia 2 (famílias 1, 2 e 3); colônia 4 (famílias 1, 2, 3 e 4). São Pedro (SP), 1986. Representação numérica das famílias: X.Y (X = nº da colônia, Y = nº da família).

FIGURA 35: padrões de bandas das isoenzimas esterásicas para as espécies *S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa*.